Vergleichende qualitative und quantitative Untersuchungen an der Hörbahn von Vögeln

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt

von

Peter Winter

aus

Hannover

1962

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg

Berichterstatter: 1. Prof. Dr. J. SCHWARTZKOPFF

2. Prof. Dr. H. AUTRUM

Tag der mündlichen Prüfung: 25. 7. 62

Sonderdruck aus

Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere, Bd. 52, Heft 4, S. 365—400

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg

Z. Morph. Ökol. Tiere 52, 365—400 (1963)

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

VERGLEICHENDE QUALITATIVE UND QUANTITATIVE UNTERSUCHUNGEN AN DER HÖRBAHN VON VÖGELN*

Von

Peter Winter

Mit 16 Textabbildungen

(Eingegangen am 17. August 1962)

Inhaltsverzeichnis

Seite

A. Einleitung 365
B. Material und Methode 367
C. Ergebnisse 370
I. Qualitativer Teil: Lage und Ausprägung akustischer Zentren 370
1. *Sturnus vulgaris* 370
a) Hörnerv S. 370 — b) Nucleus angularis S. 372. — c) Nucleus magnocellularis S. 372. — d) Nucleus laminaris S. 374. — e) Nucleus olivarius superior S. 376.
2. *Tyto alba* 376
a) Makroskopischer Befund S. 376. — b) Nucleus angularis S. 377. c) Nucleus magnocellularis S. 377. — d) Nucleus laminaris S. 381. — e) Nucleus olivarius superior S. 383.
3. Besonderheiten der Eulen 383
4. Zellverteilung innerhalb der akustischen Kerngebiete 384
II. Quantitativer Teil: Einfluß der Körpergröße und der Funktion auf die Elemente der Hörbahn 385
1. Die akustischen Kerngebiete der Medulla 386
a) Gesamtzellzahl S. 386. — b) Zellzahlen der einzelnen Kerngebiete S. 389. — c) Relationsexponenten S. 390.
2. Die Cochlea 390
a) Cochlealänge S. 391. — b) Elemente des Hörnerven S. 392.
3. Die Beziehungen zwischen der Cochlea und den sekundären medullären Kerngebieten 393
D. Diskussion 395
Zusammenfassung 398
Literatur 398

A. Einleitung

Die experimentellen Untersuchungen zur Funktion der Sinnesleistungen lassen in den letzten Jahren zunehmend die Bedeutung der zentralnervösen Verarbeitung von sensorischer Information erkennen (Schwartzkopff 1960, 1962a).

Die Vögel stehen in den allgemeinen Leistungen des Gehörs, wie absoluter Empfindlichkeit und Tonunterscheidungsvermögen, nicht

* Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.

hinter den Säugern zurück. Komplexere Funktionen, wie die akustische Lokalisation, scheinen aber nur ausnahmsweise — z. B. bei den Eulen — in gleicher Vollkommenheit entwickelt zu sein (SCHWARTZKOPFF 1959, 1962b).

Das Mittel- und Innenohr der Vögel ist im anatomischen Sinne einfacher (RETZIUS 1884; KRAUSE 1901; BREUER 1907; SATOH 1917; HELD 1926; SCHWARTZKOPFF und WINTER 1961), im phyletischen Sinne primitiver als das der Säuger gebaut. Auch lassen elektrophysiologische Untersuchungen an Vögeln zur Arbeitsweise des Hörnerven und der folgenden zentralen Endgebiete desselben entsprechende Unterschiede gegenüber denjenigen der Säuger erkennen (SCHWARTZKOPFF 1960b).

Über die Morphologie der zentralen Stationen der Hörbahn von Vögeln sind wir nur in allgemeinster Form unterrichtet. Der mögliche Zusammenhang von zentralnervöser Verarbeitung akustischer Reize mit der morphologischen Ausprägung nervöser Zentren und Bahnen stellt ein Problem dar, das in einer Arbeit von BARTELS (1925) zum ersten Male angedeutet wird. Bei vergleichenden Untersuchungen der Vestibulariskerne von Vögeln bemerkte dieser Forscher, daß bei den Eulen die akustischen Kerngebiete gegenüber Singvögeln stark vergrößert sind.

Die Arbeiten aller anderen Autoren über das Akustikussystem von Vögeln beschränken sich auf eine allgemeine Beschreibung der medullären und mesencephalen Kerngebiete, den Nachweis ihrer nervösen Verknüpfung und auf die Frage nach ihrer Homologisierbarkeit (STIEDA 1869; BRANDIS 1894; WESTPHAL 1898; WALLENBERG 1898, 1900; EDINGER und WALLENBERG 1899; HOLMES 1903; WINKLER 1907; BOK 1915; SCHEPMANN 1918; SINN 1918; KUHLENBECK 1924; SANDERS 1930; KAPPERS, HUBER und CROSBY 1960). Über die höheren Stationen der Hörbahn von Vögeln ist kaum etwas bekannt.

Im folgenden wird die Frage nach dem Zusammenhang zwischen dem Ausbildungsgrad der medullären akustischen Zentren und der Verarbeitung akustischer Information gestellt. Hierzu werden qualitativ die Formentwicklung von akustischen Neuronen und Kerngebieten, quantitativ die Menge der informationsverarbeitenden Elemente bei Vogelarten untersucht, von denen unterschiedliche Leistungen des Gehörs vorausgesetzt werden können. Aus dieser Kenntnis ergibt sich die Möglichkeit eines Vergleichs mit entsprechenden Strukturen bei Säugern.

Aus den oben erwähnten Arbeiten geht hervor, daß der Hörnerv Faseranteile enthält, die vom Ganglion lagenare, dem Ganglion cochleare und dem Ganglion der Ampulla posterior ihren Ausgang nehmen. Die zentralen Endstätten der Fasern aus Lagena und Ampulla posterior sind noch weitgehend unbekannt. Nach BOORD und RASMUSSEN (1962) endigt zumindest ein Teil der lagenaren Fasern in den ventralen und lateralen Anteilen von Nucleus angularis und Nucleus laminaris. Beim Eintritt in das Gehirn teilen sich die Fasern des Hörnerven in einen

aufsteigenden und einen absteigenden Ast. Der erste strahlt in den sekundären Nucleus angularis ein, der dem Nucleus cochlearis dorsalis der Säuger homolog ist. Als Endstätte des absteigenden Astes ist der sekundäre Nucleus magnocellularis anzusehen, homolog dem Nucleus cochlearis ventralis der Säuger. Die Verteilung der Cochlearisfasern innerhalb der primären akustischen Kerngebiete konnte von Boord und Rasmussen (1962) verfolgt werden. Im Nucleus magnocellularis endigen basale Fasern des Hörnerven im rostralen und medialen Bereich des Kerngebietes, apikale dagegen mehr caudal und lateral. Im Nucleus angularis verteilen sich die basalen Cochlearisfasern caudal und dorsal, während apikale Fasern mehr in den rostralen und ventralen Kernabschnitt einstrahlen.

Die vom Nucleus angularis ableitenden Fasern bilden einen Teil der ventralen Commissur. Über den Verlauf weiterer, efferenter, insbesondere cerebellärer Bahnen aus diesem Kerngebiet besteht noch Unklarheit.

Ein kleiner Teil der den Nucleus magnocellularis verlassenden Fasern kreuzt über die dorsale Commissur auf die Gegenseite und tritt als Tractus cochleo-cerebellaris (Bok 1915) in das Cerebellum ein. Die Hauptmasse der efferenten Axone verteilt sich aber auf die beiden tertiären Nuclei laminares beider Hirnhälften. Ihre zur Gegenseite kreuzenden Fasern bilden den größten Teil der dorsalen Commissur. Bei Vögeln ist diese viel stärker entwickelt als die ventrale. Außer einem homolateralen cerebellären Bündel, dem Tractus lamino-cerebellaris, der den Nucleus laminaris dorsal und rostral verläßt, zieht der Hauptanteil der efferenten Fasern dieses Kernes ventral und bildet gemeinsam mit denen des Nucleus angularis die ventrale Commissur. Vor Kreuzung auf die Gegenseite werden Collaterale in das Kerngebiet der oberen Olive abgegeben.

Die bedeutsamsten Unterschiede in der Ausbildung der akustischen Kerngebiete in der Medulla von Vögeln und Säugern liegen in der reicheren Gliederung des Nucleus cochlearis ventralis und der oberen Olive bei Säugetieren. Die Kreuzung der sekundären Fasern zur Gegenseite erfolgt bei den Säugetieren über die ventrale Commissur, das mächtig entwickelte Corpus trapezoideum, während die dorsale Commissur (Stria Monakov) viel schwächer ausgebildet ist als bei den Vögeln.

Die Vereinigung von ipsi- und kontralateralen Fasern erfolgt bei Säugern im Gebiet des Nucleus olivarius accessorius. Es ist aber unsicher, ob dieser Kern dem Nucleus laminaris der Vögel homolog ist.

B. Material und Methode

Zur Untersuchung standen Vögel aus 31 Arten (14 Familien, 8 Ordnungen) zur Verfügung, die im einzelnen in Tabelle 1 aufgeführt

sind[1]. Es wurden beide Hirnhälften eines jeden Tieres ausgewertet. In verschiedenen Fällen wurden mehrere Individuen (bis 4) herangezogen.

Zur Vorbereitung der histologischen Behandlung wurde das Gehirn, wann immer möglich, zunächst subletal vom Herzen her mit Ringerlösung und anschließend mit 10%igem Formol durchströmt. In jedem Fall aber blieb der Kopf nach Eröffnung der Schädeldecke zur Durchfixierung 14 Tage in 4%igem Formol. Anschließend wurde das gehärtete Gehirn mit Hilfe eines Zeiss'schen Operationsmikroskopes vom Schädelknochen befreit. Ein längsverlaufender medialer Stichkanal, mit einer feinen Nadel gesetzt, erlaubte eine einheitliche Orientierung. Nach Einbettung in Paraffin wurden Medulla und Mittelhirn in Serien geschnitten (Schnittdicke für kleinere Vögel 10 μ, für größere 20 μ).

Der überwiegende Teil dieser Serien wurde mit Kresylechtviolett z. T. kombiniert mit Luxol-fast-blue nach KLÜVER und BARRERA (1953) gefärbt. Einzelne Schnittserien (Star und Waldkauz) wurden zur Darstellung der markscheidenhaltigen Fasern nach der Methode von ERHART (1951) behandelt oder nach BODIAN (s. ROMEIS 1948) zur Darstellung der Nervenfasern mit Silbersalz imprägniert.

An 8 Arten (Tabelle 1) wurde das Ganglion cochleare untersucht, wobei zur Vorbehandlung der umgebende Knochen entkalkt werden mußte. Zur Färbung des Ganglions wurden die gleichen Methoden wie oben angegeben verwendet.

Das Verständnis der räumlichen Beziehungen innerhalb der Medulla erleichterte ein Modell aus Plexiglasplatten von Star *(Sturnus vulgaris)* und Schleiereule *(Tyto alba)*.

Hierzu wurden einzelne Schnitte aus einer transversalen Schnittserie mit Hilfe eines Edingerschen Zeichenapparates so auf die Oberfläche von Plexiglasplatten projiziert, daß sich — unter Berücksichtigung einer Schrumpfung von 25% — eine lineare Vergrößerung von 30mal ergab. Mit Hilfe des Stichkanals konnte das Schnittbild nun mit verschiedenfarbiger Tusche für einzelne Kerngebiete nachgezeichnet werden. Zum Schutz der Zeichnung wurde diese mit einer zweiten Platte überdeckt. Die verkittete Doppelplatte besaß eine Stärke von 3 mm, so daß bei der gewählten Vergrößerung und dem angegebenen Schnittabstand die aufeinandergelegten Doppelplatten ein durchsichtiges dreidimensionales Bild der Medulla oblongata ergaben. (Methode von J. SCHWARTZKOPFF entwickelt).

Im übrigen erfolgte die Auswertung der Schnittserien photographisch oder durch direkte Untersuchung mit einem Ortholux-Mikroskop der Firma Leitz.

Die Anzahl der in einem bestimmten Kerngebiet enthaltenen Neurone wurde durch Auszählen der besonders intensiv gefärbten Nucleoli

[1] An dieser Stelle möchte ich Herrn Dr. D. SNOW (Oxford) danken, der mir freundlicherweise ein Exemplar von *Steatornis caripensis* zur Verfügung stellte, sowie Herrn Dr. H. BRANDT, Direktor der Staatlichen Vogelschutzwarte Garmisch-Partenkirchen, für die Überlassung eines verunglückten Uhus.

unter Zuhilfenahme eines Zählgitters vorgenommen. Aus den 10 μ-Schnittserien wurden in jedem sechsten, aus den 20 μ-Serien in jedem zehnten Schnitt die Nucleoli ermittelt. Im Bereich des Anfangs oder Endes eines Kerngebietes wurden alle Schnitte ausgewertet, um der dort rascheren Änderung der Zellzahlen/Querschnitt Rechnung zu tragen. Die Zellzahlen in den nichtausgewerteten Schnitten wurden unter der Annahme einer gleichförmigen Änderung berechnet. Die Zulässigkeit dieser Annahme war vorher durch Probezählungen an vollständigen Schnittserien geprüft worden *(Sturnus vulgaris)*.

Als Fehlerquellen der Methode und Ursache einer Variabilität kommen in Betracht: 1. Doppelte Zählung von halbierten Nucleoli, sofern sie im mittleren Drittel angeschnitten wurden (kleine Bruchstücke können als solche erkannt werden). Bei einem Nucleolusdurchmesser von 1,5—3 μ und den gewählten Schnittdicken, 10—20 μ, beträgt die Wahrscheinlichkeit, daß ein Nucleolus im mittleren Drittel des Durchmessers, 0,5—1 μ, getroffen wird 5%. Dies bedeutet, daß die ermittelten Zahlenwerte um 2,5% zu hoch sind. 2. Fehler, die durch die Schwierigkeit der Abgrenzung eines gegebenen Kerngebietes gegenüber dem umgebenden Nervengewebe entstehen. 3. Unterschiede auf Grund der natürlichen Variabilität des Untersuchungsmaterials.

Zur Prüfung der beiden letzten Fehlerquellen wurden Kontrollzählungen durchgeführt. Und zwar wurden einmal verschiedene Schnitte der Serie *eines* Tieres *(Sturnus vulgaris* und *Passer domesticus)* mehrmals ausgewertet. Es ergaben sich Abweichungen vom Mittelwert von 2,5% für den Nucleus magnocellularis, 3% für den Nucleus angularis und Nucleus laminaris und 3,5% für den Nucleus olivarius superior. Zum anderen wurden Präparate von 3 *verschiedenen* Tieren einer Art ausgezählt. Es resultierten Abweichungen vom Mittelwert in Höhe von 3%, 4%, 3,5% und 4% für die gleichen Kerngebiete.

Die mittlere Abweichung bei *allen* untersuchten Individuen zwischen den Kernen der rechten und linken Gehirnhälfte betrug für den Nucleus magnocellularis 3%, für den Nucleus angularis und Nucleus laminaris 3,5% und für den Nucleus olivarius superior 4,5%. Die Verteilung der Abweichungen vom Mittelwert entsprechen der Normalverteilung.

Als Körpergewicht für die einzelnen Arten wurde ein Mittelwert aus Angaben von Hesse (1921), Niethammer (1937) und eigenen Wägungen verwendet.

Für die Überlassung eines Arbeitsplatzes am Zoologischen Institut der Universität München danke ich dem Direktor, Herrn Professor Dr. H. Autrum. Herrn Professor Dr. J. Schwartzkopff danke ich für die Themenstellung sowie für stete Hilfsbereitschaft und vielerlei Anregungen. Diese Untersuchung wurde wesentlich durch Sachbeihilfen der Deutschen Forschungsgemeinschaft zu Händen von Herrn Prof. Dr. J. Schwartzkopff gefördert.

C. Ergebnisse

I. Qualitativer Teil: Lage und Ausprägung medullärer akustischer Zentren

Aus älteren Darstellungen der akustischen Endstätten des Nervus cochlearis der Vögel läßt sich kein zusammenhängendes Bild für eine bestimmte Art gewinnen. Dementsprechend ist es bisher auch nicht möglich gewesen, verschiedene Arten miteinander zu vergleichen.

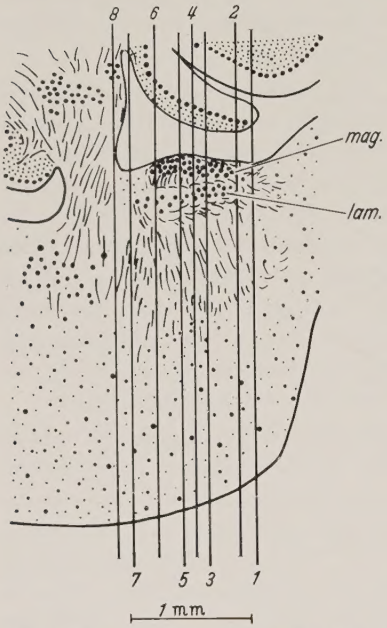

Abb. 1. *Sturnus vulgaris*, Übersichtsbild der Medulla, Sagittalschnitt paramedian (Ebene s. Abb. 3, *5* „s"), *1—8* Schnittebenen der Abb. 3, *1—8*

Bedeutung der Abkürzungen für Abb. 1—9:

ang.	Nucleus angularis
cer.	Nuclei cerebelli
Com. d.	Commissura dorsalis
Com. v.	Commissura ventralis
Deit. d.	Nucleus Deiters dorsalis
Deit. v.	Nucleus Deiters ventralis
F. l. p.	Fasciculus longitudinalis posterior
lam.	Nucleus laminaris
lam. p. l.	Nucleus laminaris pars lateralis
lam. p. m.	Nucleus laminaris pars medialis
mag.	Nucleus magnocellularis
mag. p. l.	Nucleus magnocellularis pars lateralis
mag. p. m.	Nucleus magnocellularis pars medialis
N. coch.	Nervus cochlearis
N. vest.	Nervus vestibularis
N. VI	Nervus VI
Nod.	Nodulus
Ol. s.	Nucleus olivarius superior
Ol. s. p. d.	Nucleus olivarius superior pars dorsalis
Ol. s. p. v.	Nucleus olivarius superior pars ventralis
Ped. cer.	Pedunculus cerebelli
R. V.	Radix spinalis nervi V
tang.	Nucleus tangentialis
Tr. cer.	Tractus cerebellaris
Tr. lam. cer.	Tractus lamino-cerebellaris
tri.	Nucleus triangularis
VI	Nucleus VI
VII	Nucleus VII
X d.	Nucleus X dorsalis

Als Grundlage der weiteren Untersuchung stellen wir daher eine ausführliche Beschreibung der Kerngebiete und der wesentlichen Bahnverbindungen von zwei in ihren Gehörsleistungen offenbar sehr verschiedenen Vertretern gegenüber: einen Singvogel *(Sturnus vulgaris)* und eine Eule *(Tyto alba)*. Abb. 3 gibt charakteristische Querschnittsbilder durch den Bereich der Akustikuskerne in der Medulla oblongata des Staren wieder. In Abb. 2 wurden diese zu Blockdiagrammen zusammengefaßt, um ein besseres Verständnis der räumlichen Beziehungen der Kerngebiete zu vermitteln.

1. Sturnus vulgaris

a) Hörnerv. Die Fasern des Ramus posterior nervi octavi münden dorso-lateral in die Medulla ein, 100 μ rostral von der Eröffnung des

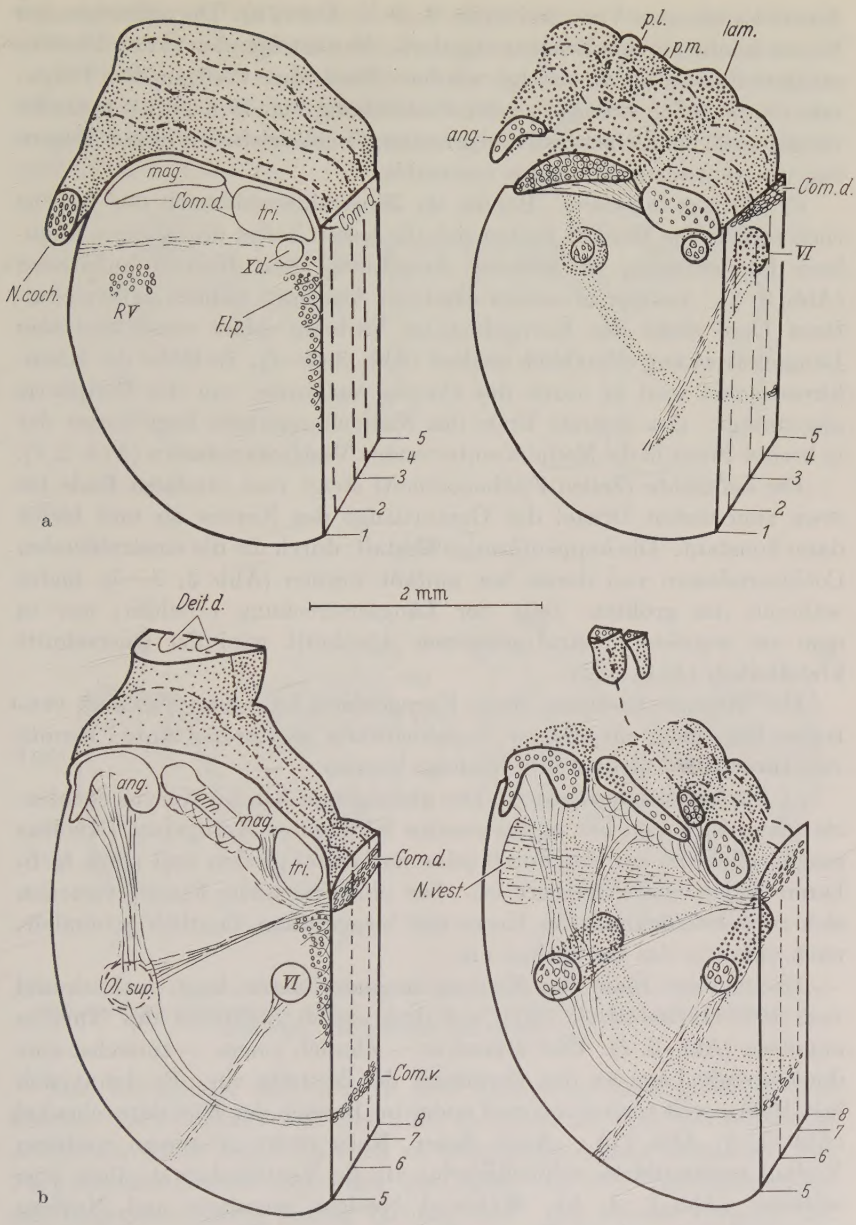

Abb. 2. *Sturnus vulgaris*, Blockdiagramme aus dem Bereich der akustischen Nervenkerne der Medulla oblongata von caudal nach rostral gesehen (jeweils linke Hirnhälfte); a: caudaler Beginn, b: rostrale Fortsetzung; *1—8* Schnittebenen entsprechend Abb. 1 und Abb. 3; Abkürzungen wie in Abb. 1. Oben: äußere Begrenzung der Medulla und Anschnitte; Unten: Nervenkerne und Nervenfaserbündel freipräpariert gedacht. Ausgezogene Linien = Anschnittflächen

Zentralkanals zum Ventrikel (Abb. 3, *2—5*, Abb. 2a). Die aufsteigenden Fasern können in den Nucleus angularis, die absteigenden in den Nucleus magnocellularis hineinverfolgt werden. Nach den vorliegenden Präparaten kann keine Aussage zu der Feststellung von BOK (1915) gemacht werden, daß ein kleiner Teil der primären Cochlearisfasern in den Bogenzug der ventralen Commissur einstrahlt.

b) Nucleus angularis. Bereits im Einstrahlungsbereich des Nervus cochlearis in die Medulla finden sich die ersten Zellen des Nucleus angularis kappenförmig in lockerer Anordnung dem Nerven aufsitzend (Abb. 3, *2*). Aus der in seinem caudalen Abschnitt nahezu extramedullären Lage rückt das Kerngebiet im Verlaufe seiner caudo-rostralen Längserstreckung allmählich mediad (Abb. 3, *4—7*). In Höhe der Kleinhirnschenkel wird er durch das Corpus restiforme von der Peripherie abgedrängt. Das rostrale Ende des Nucleus angularis liegt dorsal der in breiter Front in die Medulla eintretenden Vestibularisfasern (Abb. 2, *7*).

Die Zelldichte (Zellen/Flächeneinheit) steigt vom caudalen Ende bis etwa zum ersten Drittel der Gesamtlänge des Kernes an und bleibt dann konstant. Die kappenförmige Gestalt, durch die die einstrahlenden Cochlearisfasern von dorsal her umfaßt werden (Abb. 3, *3—5*), bleibt während des größten Teils der Längserstreckung erhalten; nur in dem am weitesten rostral gelegenen Abschnitt wird der Querschnitt kreisähnlich (Abb. 2, *7*).

Die efferente Faserung dieses Kerngebietes folgt zum Teil dem ventralen Bogenzug, ein anderer, kleinhirnwärts gerichteter Anteil konnte von BOK (1915) nicht weiter verfolgt werden.

c) Nucleus magnocellularis. Der absteigende Ast des Nervus cochlearis tritt von dorsal her in ein zweites sekundäres Kerngebiet (Nucleus magnocellularis) ein, das durch seine auffallend großen und stark färbbaren Zellen charakterisiert ist. Die einstrahlenden Fasern verteilen sich zunächst oberhalb des Kerns und biegen dann, deutlich gebündelt, nach unten in das Kerngebiet ein.

Das hintere Ende des Nucleus magnocellularis liegt noch caudal vom Hörnerveneintritt, 150 μ vor dem ersten Auftreten des Nucleus angularis (Abb. 3, *1*). Hier nimmt er — ähnlich jenem — zunächst eine dorsolaterale Lage an der Peripherie der Medulla ein. Er dehnt sich fast 1000 μ weit rostral aus und endet im Bereich der Kleinhirnschenkel (Abb. 3, *6*; Abb. 2b). Auch dieser Kern rückt in seinem weiteren Verlauf medianwärts, schließlich bis an die Ventrikelwand, diese vorwölbend (Abb. 3, 4, 5). Während Nucleus angularis und Nucleus magnocellularis sich im Einstrahlungsbereich des Nervus cochlearis in die Medulla fast berühren, schiebt sich 150 μ nach rostrad fortschreitend der Nucleus laminaris zwischen beide ein (zunächst mit seinem lateralen Teilgebiet, Abb. 2, *3*). Mediad grenzt der Nucleus magnocellularis an

das „dreieckige" Feld des Nucleus triangularis, der oberhalb des Fasciculus longitudinalis posterior den Boden des vierten Ventrikels einnimmt.

Etwa 250 μ nach seinem ersten Auftreten formt der Nucleus magnocellularis eine fast horizontale, vielschichtige Zellplatte. Rostrad rundet er sich mehr und mehr ab, bis er schließlich einen ovalen Querschnitt zeigt (Abb. 3, 4 und 5).

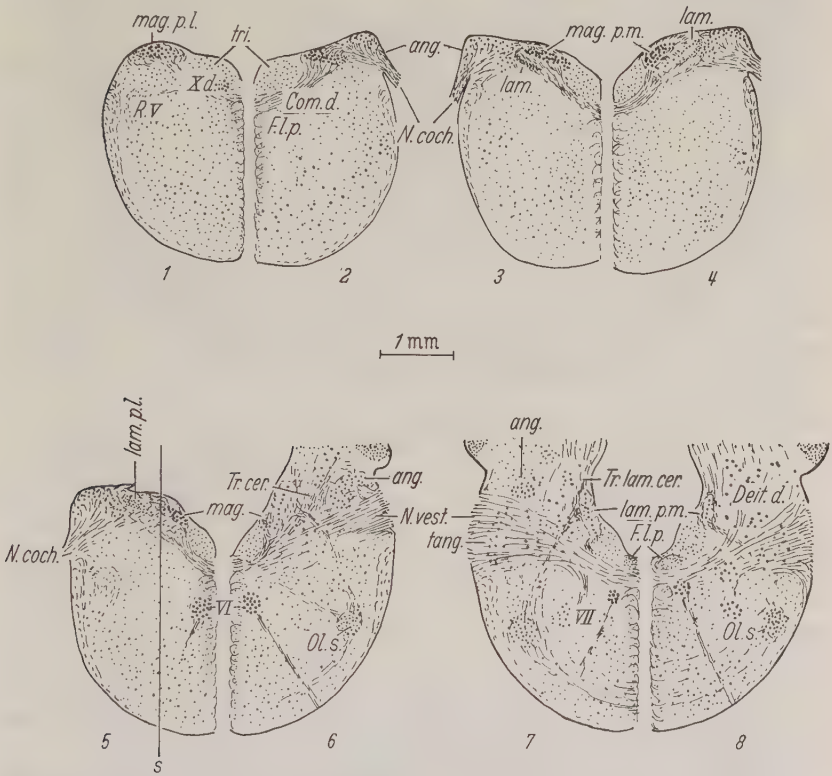

Abb. 3. *Sturnus vulgaris*, Transversalschnitte der Medullahälften in caudo-rostraler Aufeinanderfolge, entsprechend Abb. 1, *1—8*. In *5* Schnittebene von Abb. 1 durch „s" angezeigt. Abkürzungen wie in Abb. 1

Das Kerngebiet läßt sich in zwei Unterabschnitte gliedern, eine kleinere Pars lateralis und eine Pars medialis, die den überwiegenden Anteil sowohl an Zellen als auch an Längenerstreckung ausmacht. Die *Pars medialis* besteht einheitlich aus Zellen von 17 μ Durchmesser, die mit Kresylechtviolett kräftig färbbar sind. Der *laterale* Teilkern findet sich nur im caudalen Abschnitt des Nucleus magnocellularis auf eine Länge von 250 μ. Seine Zellen sind deutlich kleiner (14—15 μ im Durchmesser) und schwächer färbbar, auch liegen sie dichter gepackt als im medialen Kernabschnitt. An der Berührungszone kommen alle

Übergangsformen zwischen beiden Zelltypen vor, so daß hier eine klare Abgrenzung zwischen ihnen nicht möglich ist.

Die efferenten Fasern des Nucleus magnocellularis sammeln sich zum Teil an seiner Ventralseite zu einem mächtigen Faserbündel und kreuzen ventral vom Nucleus triangularis und dorsal vom Fasciculus longitudinalis posterior als dorsale Commissur auf die Gegenseite.

Nach BOK (1915) bildet der laterale Teilkern ein eigenes efferentes Faserbündel, das sich der dorsalen Commissur beigesellt.

Die nicht zur Gegenseite kreuzenden Fasern treten lateral gerichtet von medial in den unmittelbar angrenzenden Nucleus laminaris ein.

d) Nucleus laminaris. Der Nucleus laminaris wird von dorsal in der geschilderten Weise von den ipsilateralen sekundären Axonen des Nucleus magnocellularis erreicht. Von seiner ventralen Seite her treten gekreuzte Fasern des kontralateralen Nucleus magnocellularis in ihn ein. Die afferenten Neurone verlieren nach Eintritt in das Kerngebiet des Nucleus laminaris zum überwiegenden Teil ihre Markscheiden und bilden um die Nervenzellen des Kerns ein dichtes Fasernetz. Dies unterscheidet ihn von allen anderen akustischen Kerngebieten der Medulla.

Von caudal gesehen beginnt der Nucleus laminaris etwa 300 μ nach dem Einsetzen des Nucleus angularis. Er schiebt sich zwischen diesen und den Nucleus angularis ein (Abb. 3, *3*).

Zunächst erscheint eine dichte, sich annähernd horizontal erstrekkende Lage spindelförmiger Zellen von 10 μ Durchmesser, die Pars lateralis nuclei laminaris (Abb. 3, *3—5*). 100 μ rostral vom caudalen Beginn des lateralen Kernteils tritt medial von diesem die Pars medialis nuclei laminaris in Erscheinung (Abb. 3, *4*; Abb. 2 a). Es grenzt also der laterale Kernteil mit einer schmalen Übergangszone an die Pars *medialis* nuclei laminaris, *lateral* an den Nucleus angularis. Von diesem ist er jedoch durch eine deutliche Scheide aus Gliazellen getrennt. Das rostrale Ende der Pars lateralis nuclei laminaris liegt wenig rostral vom Hinterrand des Nucleus abducens (zwischen Abb. 3, 5 und 6).

Die Pars medialis erscheint zunächst als ein dichtes Netzwerk unmyelinisierter, reich verzweigter Fasern (CAJAL 1906), in dem, locker verteilt, in laminarer Anordnung rundliche Zellen von 15 μ Durchmesser sichtbar werden (Abb. 3, *4—6*; Abb. 2 b). Der mediale Teilkern schmiegt sich, umgeben von der Faserscheide, leicht konkav gekrümmt dem medialen Teil des Nucleus magnocellularis an (Abb. 3, *4—5*). Nach dem rostralen Ende des Nucleus magnocellularis rückt der Nucleus laminaris an die Seitenwand des vierten Ventrikels (Abb. 2 b und 4 b).

In Höhe des Vestibulariseintrittes sammelt sich am lateralen Rande der den Nucleus laminaris umgebenden Faserscheide eine dichte Schar von ableitenden Fasern, die bogenartig die Vestibularisfasern durchkreuzend ventralwärts ziehen und die ventrale Commissur bilden. Eine

Abb. 4a u. b. *Sturnus vulgaris*, Transversalschnitte 18fache Vergrößerung. Markscheidenfärbung nach WEIGERT. a Transversalschnitt in Ebene 5 (Abb. 1 und 2), b Transversalschnitt in Ebene 7 (Abb. 1 und 2). Abkürzungen wie in Abb. 1

Verbindung mit dem Kleinhirn wird durch quartäre Fasern des Tractus lamino-cerebellaris hergestellt, dessen Faserbündel im rostralen Drittel des Kerngebietes vom dorsalen Rande abzweigen (Abb. 3, 7).

e) Nucleus olivarius superior. Die Fasern des ventralen Bogenzuges treten teilweise durch das lockere Kerngebiet der oberen Olive hindurch, teils ziehen sie median an ihr vorbei (Abb. 3, 7; Abb. 4, b). Nur ein Teil der Fasern geht Verbindung mit der oberen Olive ein, wobei Collaterale abgegeben werden (CAJAL 1908).

Der Nucleus olivarius superior setzt 150 μ caudal von dem rostralen Ende des Nucleus magnocellularis ein, etwa in Höhe der hinteren Begrenzung des Nucleus abducens (Abb. 3, 6). Das Kerngebiet hat annähernd zylindrische Gestalt. Seine Lage lateral und ventral vom dorsalen Facialiskern wird über die ganze Längenerstreckung, 500 μ, beibehalten. Eine Unterteilung dieses Kernes in einem dorsalen und einem ventralen Abschnitt ist angedeutet, aber für den Star nicht ohne Willkür durchführbar.

Die Zellen der oberen Olive sind von unterschiedlicher Größe. Sie ordnen sich zumindest in der Peripherie annähernd konzentrisch an. Diese Ordnung wird noch unterstrichen durch Fasern, die in der gleichen Weise verlaufen und das Kerngebiet netzartig umspinnen (CAJAL 1908). Nicht immer läßt sich das Zellgebiet der oberen Olive gegen das sie allseitig umschließende Reticulum klar abgrenzen.

Die efferente Faserung der oberen Olive vereinigt sich wieder mit dem ventralen Bogenzug und kreuzt mit diesem auf die Gegenseite, wo sie im Lemniscus lateralis zum Mittelhirn aufsteigt. Außer den vorerwähnten cerebellären Fasern des Nucleus magnocellularis und laminaris ist dies der Hauptweg, auf dem akustische Erregung die Medulla oblongata verläßt.

2. Tyto alba

a) Makroskopischer Befund. Die akustischen Zentren in der Medulla der Schleiereule erfahren nicht nur quantitativ eine sehr bedeutende Steigerung, sondern auch qualititiv Abwandlungen in Form und Lage der Kerngebiete. Jedoch bleibt das Grundschema, wie es für den Star geschildert wurde, unverändert. Schon bei makroskopischer Betrachtung (Abb. 7a und b) fällt in Höhe des Hörnerveneintrittes ein Doppelwulst auf, dessen linke und rechte Hälfte jeweils Boden und Seitenwände des vierten Ventrikels einer Hirnseite einnehmen. In ihm sind die enorm vergrößerten Nuclei magnocellulares und laminares enthalten. Der Ventrikel wird dadurch auf eine schmale mediale Rinne von 1,5 mm Tiefe zusammengedrängt (Abb. 6, 5 und 6). Etwa 3 mm rostral von seinem Hinterende lösen sich diese Vorwölbungen von der

Ventrikelwand, verjüngen sich schnell und enden, auf dem Querschnittsbild, frei im Ventrikellumen (Abb. 6, *8*; Abb. 7, b).

b) Nucleus angularis. Unmittelbar nach Eintritt des Nervus cochlearis in die Medulla treten auch bereits die ersten Zellen dieses Kerngebietes auf, zunächst in lockerer Verteilung den einstrahlenden Cochlearisfasern aufsitzend. Die Zelldichte wächst von caudal nach rostral schneller als bei *Sturnus* an. Im Unterschied zum Staren befinden sich alle Zellen dieses Kerns bei der Schleiereule innerhalb der Medulla und sind nicht bereits peripher zwischen Fasern des Nervus cochlearis zu finden. Die Tendenz zu flächenhafter Anordnung der Zellen, beim Star bereits erkennbar (Kappenform), ist hier noch bedeutend verstärkt. Die Zellen dieses Kerngebietes sind kleiner und unregelmäßiger angefärbt als diejenigen des Nucleus magnocellularis (Abbildung 9 a u. b). Nach Größe und Gestalt lassen sich wie beim Star mindestens zwei verschiedene Zelltypen unterscheiden, neben kleineren von spindelartigem Aussehen finden sich auch größere polygonale. Eine Regelhaftigkeit in der Anordnung läßt sich nach den vorliegenden Schnittserien nicht erkennen. Der Zelldurchmesser schwankt zwischen 20 und 25 μ.

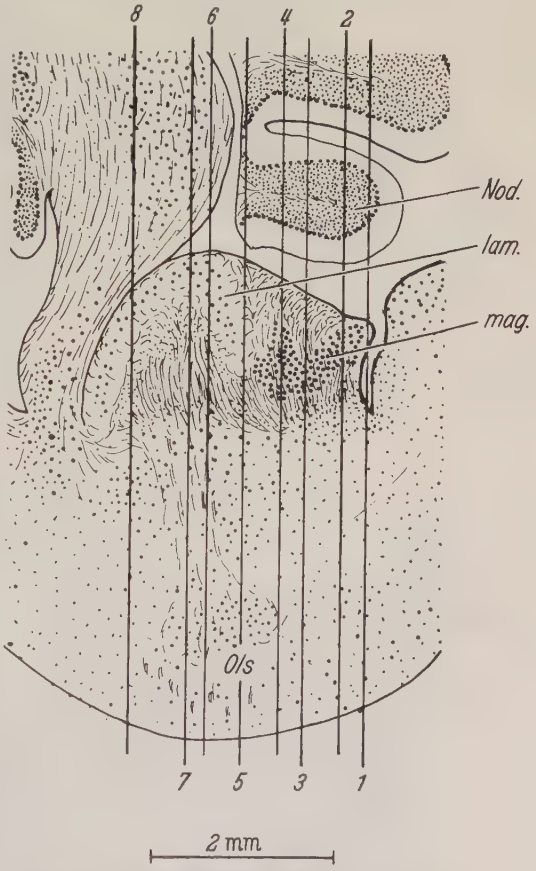

Abb. 5. *Tyto alba,* Übersichtsbild der Medulla, Sagittalschnitt paramedian (Ebene „s", Abb. 6, *5*); *1 –8* Schnittebenen der Abb. 6, *1—8*; Abkürzungen wie in Abb. 1

c) Nucleus magnocellularis. Wenig rostral von der Öffnung des Zentralkanals zum Ventrikel beginnt die Kernsäule des Nucleus magnocellularis am dorsolateralen Rande der Medulla (Abb. 6, *1*). Die sich nach rostral schnell vermehrende Zellmasse verlagert sich fortschreitend mediad und form nacht etwa 150 μ eine kompakte Zellplatte, die nahezu

den gesamten Dorsalbereich der Medulla ausfüllt (Abb. 6, *2*). Durch die zunehmende Verlagerung des Kerns wird die laterale Ventrikelwand bis in die Mediane vorgewölbt und der Nucleus triangularis, der beim Star noch ein „dreieckiges" Querschnittsbild aufweist, stark deformiert.

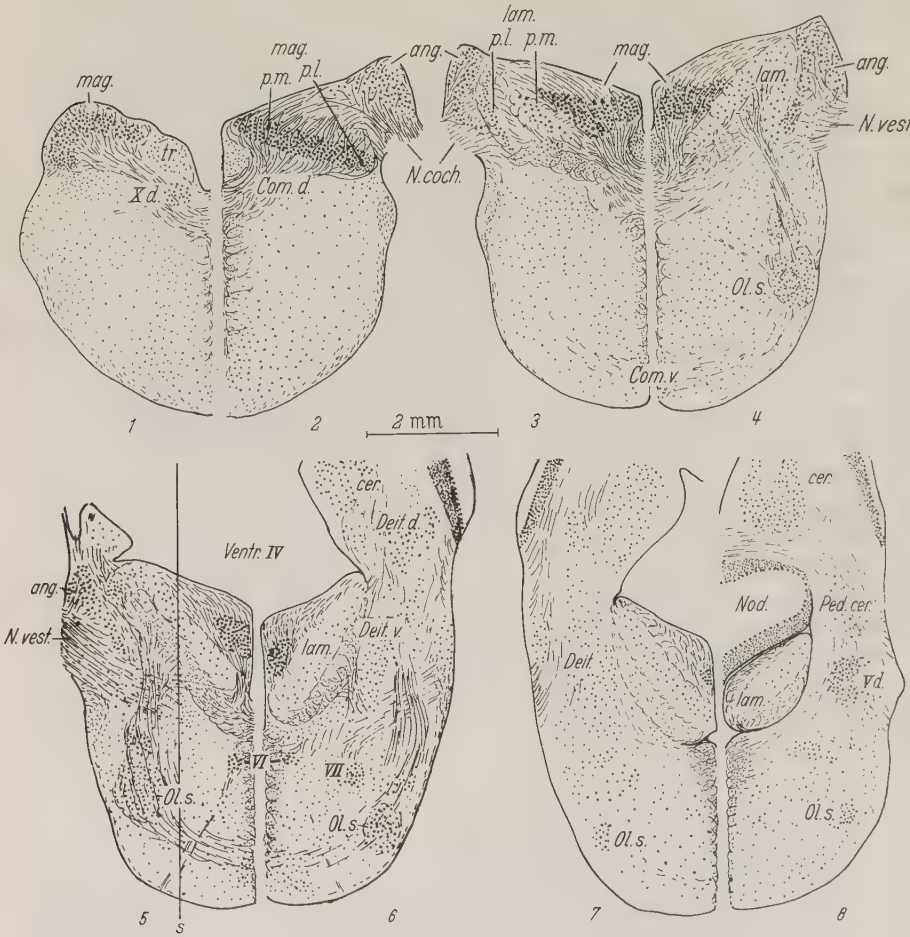

Abb. 6. *Tyto alba* (entsprechend Abb. 3)

Der Nucleus triangularis ist zudem relativ schwächer entwickelt als beim Star.

Auch bei der Schleiereule lassen sich deutlich zwei Kernanteile unterscheiden: eine Pars *lateralis* und eine Pars *medialis* nuclei magnocellularis. Der laterale Teilkern findet sich an der latero-ventralen Begrenzung innerhalb des caudalen Drittels der Längserstreckung des Gesamtkernes (Abb. 6, *2*). Seine Zellen haben im Mittel einen Durchmesser

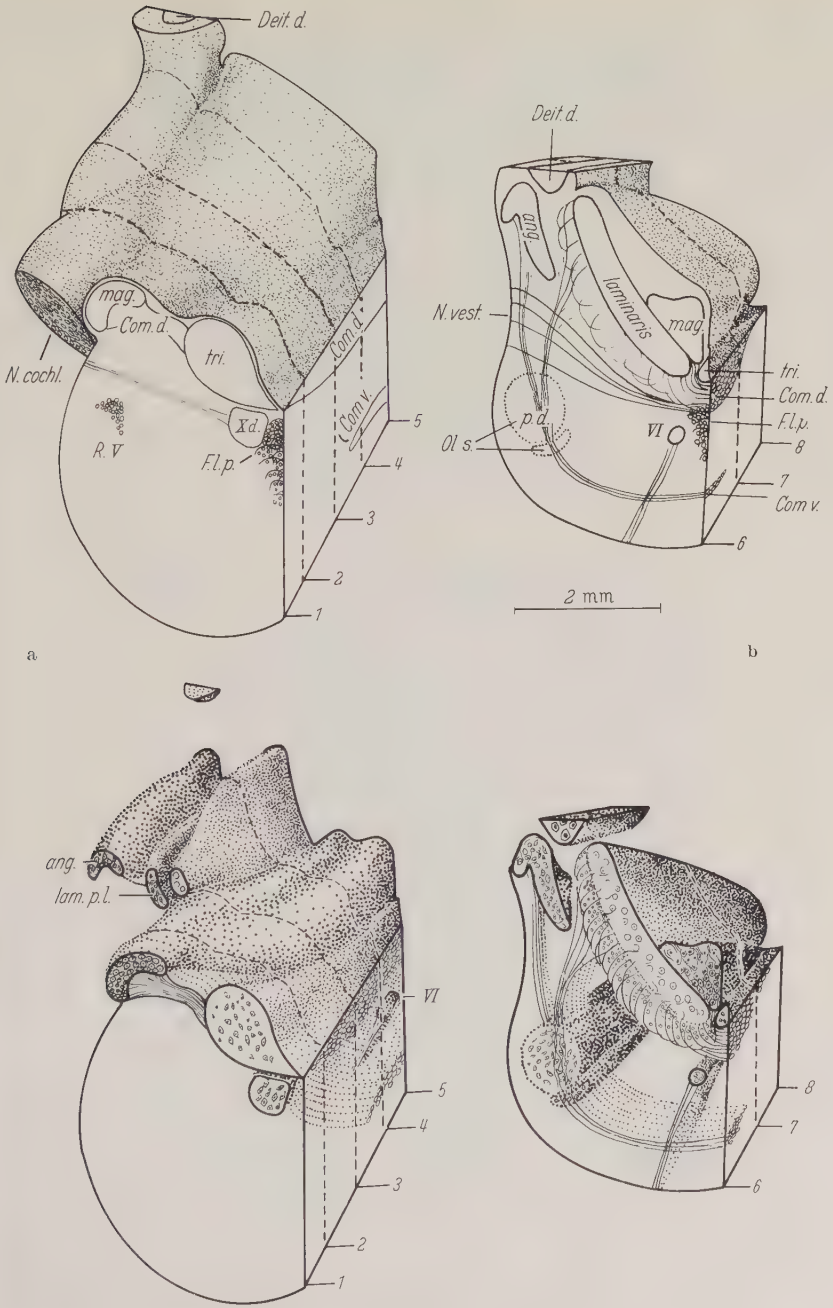

Abb. 7. *Tyto alba*, Blockdiagramme (entsprechend Abb. 2)

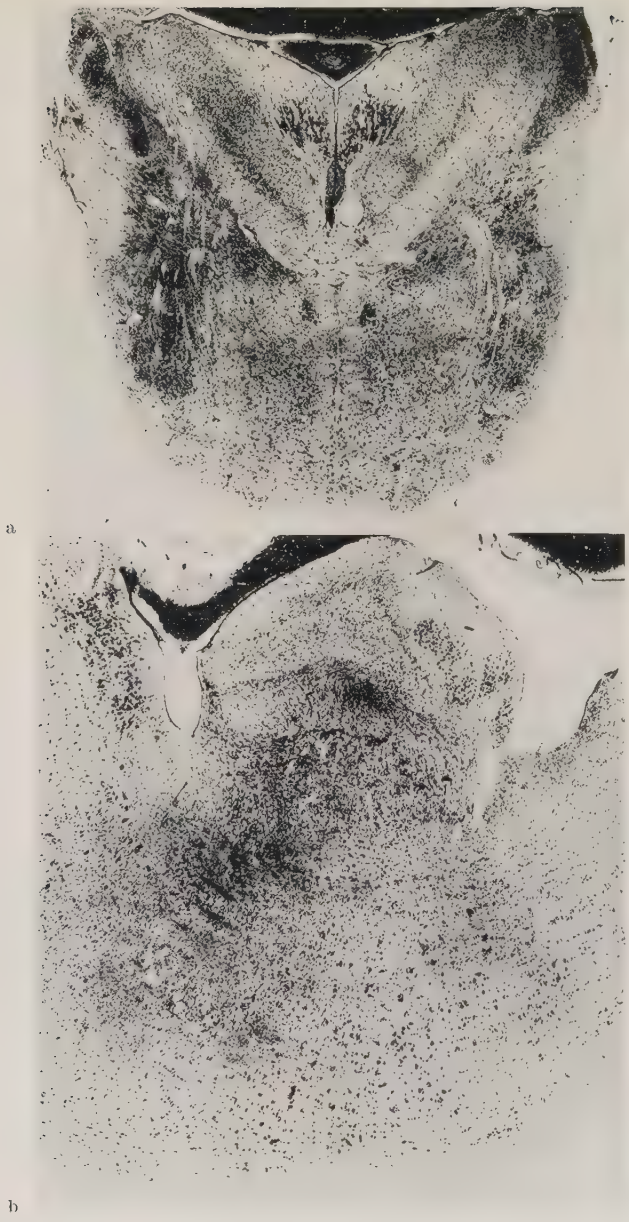

Abb. 8a u. b. *Tyto alba*, Schnitte durch die Medulla oblongata, Kernfärbung mit Kresylechtviolett. a Transversalebene 5 der Abb. 5 und 6, b Sagittalebene etwas median von Abb. 5. 12fache Vergrößerung

von 25 μ, sind mit Kresylechtviolett schwächer färbbar und sind dichter gepackt als diejenigen der Pars medialis. Die Zellzahl der Pars lateralis macht etwa 20% der Zellen des Gesamtkernes aus. Die Zellen der viel bedeutenderen Pars medialis haben einen mittleren Durchmesser von 30 μ, sind von rundlicher bis polygonaler Gestalt und lassen in Frontalschnitten auffallende dorso-ventral ausgerichtete, säulenartige Anordnung erkennen, die durch kräftige, in gleicher Richtung einstrahlende Faserbündel betont werden (Abb. 9b). An der Berührungszone der Teilkerne ist eine Trennung beider Zelltypen nicht möglich.

d) Nucleus laminaris. Die augenfälligsten Unterschiede zwischen Star und Eule werden am Nucleus laminaris sichtbar. Sein lateraler Anteil aus intensiv färbbaren, dichtgelagerten Zellen (Abb. 6, *3*) schiebt sich von ventral etwa 500 μ rostral vom caudalen Ende des Nucleus magnocellularis zwischen diesen und den Nucleus angularis ein, von beiden durch einen Gürtel aus Gliazellen abgegrenzt. Die Pars medialis entfaltet sich 200 μ weiter rostral. In aufeinanderfolgenden Schnitten tauchen in einem dichten Faserfeld zwischen der Pars lateralis und dem Nucleus magnocellularis zunächst einzelne Zellen auf, die bald eine laminare Ordnung erkennen lassen (Abb. 6, *4*; Abb. 9c). Der mediale Kernabschnitt nimmt nach rostral an Breitenausdehnung rasch zu, wobei er seine laminare Ordnung wahrt. Er dehnt sich dabei auf Kosten des lateralen Anteils in dorso-lateraler Richtung aus und berührt die Ventrikelwand mit seinem Dorsalrande in Höhe des hinteren Drittels seiner Gesamtlänge (Abb. 6, *4*). Hiernach erfolgt die weitere Verbreiterung (Flächenvergrößerung) durch Abbiegen nach ventral. Auf einem mittleren Querschnitt formen beide Teilkerne zusammen eine s-förmige Schleife. Diese infolge der Verbreiterung des Kernes eintretende Faltung ist kennzeichnend für die Verhältnisse bei *Tyto alba*. Die afferenten Fasern treten wie beim Star in den Kern ein: von der ursprünglich dorsalen Oberfläche die ipsilateralen, von der ventralen die kontralateralen.

Rostrad fortschreitend nimmt der laterale Schenkel der s-förmigen Schleife (Pars lateralis) ab und verschwindet schließlich ganz (Abb. 6, *5—6*). Gleichzeitig streckt sich der mediale Kernteil. Damit gewinnt der Nucleus laminaris für die rostrale Hälfte seiner Längserstreckung die bei Star und anderen Tagvögeln so kennzeichnende Gestalt (Abb. 7b). Er reicht noch rostral über den Nucleus magnocellularis hinaus. Mit seiner Spitze ragt er in das Ventrikellumen hinein (Abb. 6, *8*).

Die Zellen der Pars medialis nuclei laminaris haben annähernd rundliche Gestalt mit einem Durchmesser von etwa 20 μ, sie unterscheiden sich damit deutlich von denjenigen der Pars lateralis, die dicht gedrängt, stärker färbbar, von spindelförmiger Gestalt und um 2—3 μ kleiner als die der Pars medialis sind. In der Übergangszone lassen sich beide

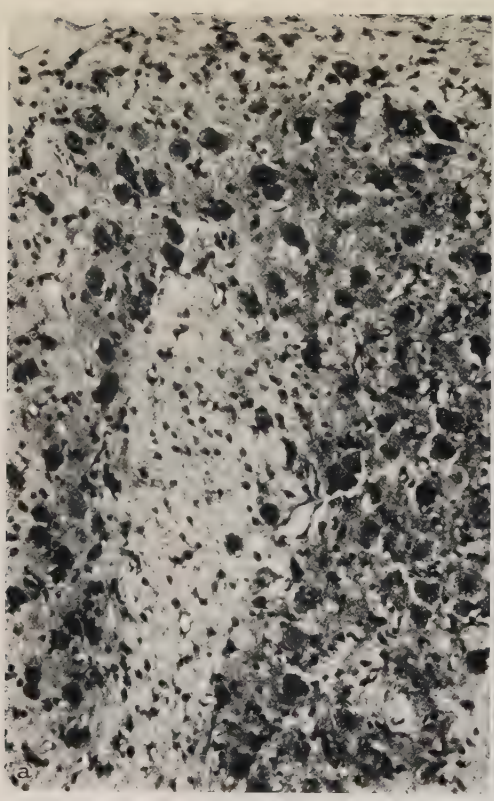

Abb. 9a

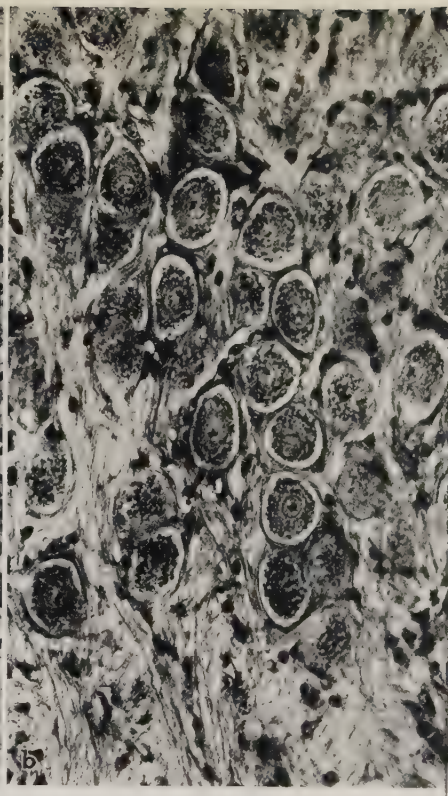

Abb. 9b

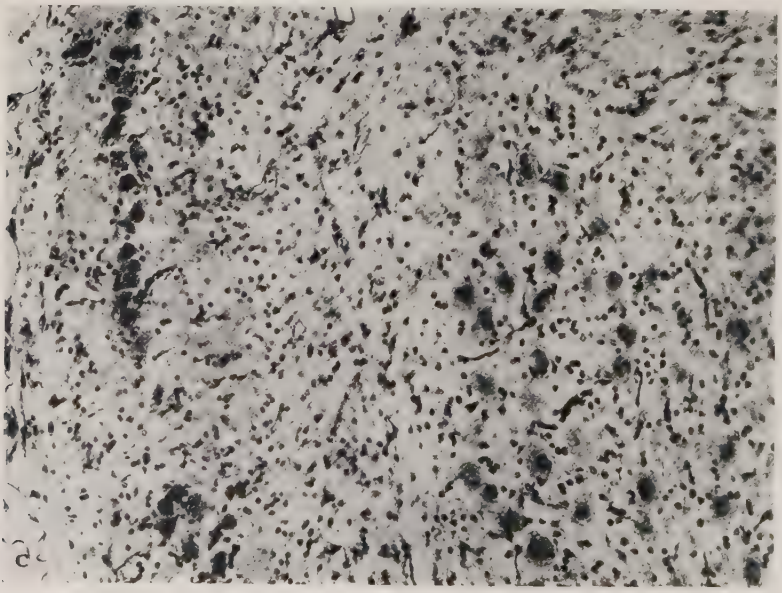

Abb. 9c

Zelltypen ebenso wie im Falle des Nucleus magnocellularis nicht sicher trennen.

e) Nucleus olivarius superior. Die obere Olive unterscheidet sich von der des Staren vor allem durch ihren Zellreichtum und durch eine schärfere Abgrenzung zwischen dorsalem und ventralem Teilgebiet (Abb. 6, 5). Sie hat wie bei Staren etwa zylindrische Gestalt. Die Zellen sind unregelmäßig groß und von spindelförmigem Aussehen. Im Querschnitt ordnet sich die periphere Zellschicht in annähernd tangentialer Richtung an. Bei einem Vergleich der Lagebeziehungen von Nucleus olivarius superior und den dorsalen akustischen Kerngebieten der Schleiereule mit denen vom Star fällt auf, daß die obere Olive bei der Schleiereule caudalwärts verlagert worden ist. Im Vergleich zum Star reicht sie nicht so weit rostrad.

Im ganzen entsprechen die Faserverbindungen der Medulla denjenigen vom Star. Die dorsale und die ventrale Commissur zeichnen sich durch besonderen Faserreichtum aus. Entsprechend ist auch der Fasermantel, der den Nucleus laminaris umgibt, stärker angewachsen.

3. Besonderheiten der Eulen

Während die nicht zu den Striges gehörenden Arten in der Gliederung der medullären akustischen Zentren den oben geschilderten Verhältnissen beim Star sehr nahe kommen, lassen sich innerhalb der Eulen beträchtliche Unterschiede aufweisen. Unter ihnen nimmt *Tyto alba* eine Extremstellung ein, während sich *Athene* und *Bubo* nur geringfügig von dem Gros der Nicht-Eulen unterscheiden.

Bei makroskopischer Betrachtung des Gehirns fällt die von *Tyto* über *Asio* und *Strix* bis zu *Athene* und *Bubo* abnehmende Vorwölbung der Ventrikelwand — verursacht durch die dorsalen Kerngebiete — auf (Winter und Schwartzkopff 1961). Mikroskopisch sind besonders die Unterschiede in Form und Lage des Nucleus laminaris kennzeichnend. Schon bei der Waldohreule ist die s-förmige Schleife, die das Querschnittsbild im caudalen Abschnitt dieses Kernes bei der Schleiereule aufweist, nur noch verkleinert angedeutet, bei dem Waldkauz schließlich ist sie nicht mehr vorhanden. Der laterale Teilkern geht hier nach ventro-median ohne Einfaltung in die Pars medialis über. Entsprechendes gilt für den Nucleus laminaris von Steinkauz und Uhu.

Als Besonderheit findet sich bei Waldohreule und Waldkauz eine isolierte Zellgruppe ventral vom Nucleus angularis und lateral vom Nucleus laminaris im

Abb. 9. *Tyto alba*, akustische Neurone aus der linken Hälfte der Medulla. Kernfärbung mit Kresylechtviolett. a: Nucleus angularis, 150fache Vergrößerung (beachte die kappenförmige Gruppierung der Zellen). b: Nucleus magnocellularis pars medialis; 250fache Vergrößerung. c: Nucleus laminaris, links intensiv angefärbte Pars lateralis; rechts, eingebettet in reiche Fasermassen, die schwächer angefärbten Zellen der Pars medialis; 150fache Vergrößerung

caudalen Abschnitt der Längserstreckung des letztgenannten Kernes. Im Querschnitt beträgt die Breite dieser Zellgruppe 3, in der Höhe etwa 7 Zellen. Ihre Zugehörigkeit ist nach Zelltyp und Faserverbindungen nicht eindeutig bestimmbar. Es wird vermutet, daß es sich um eine Zellgruppe des Nucleus magnocellularis pars lateralis handelt, die aus ihrem Verband durch die Ausdehnung des Nucleus laminaris abgedrängt wurde.

Allgemein unterscheiden sich die akustischen Kerngebiete der Nicht-Eulen dadurch, daß ihre Teilkerne weniger klar herausdifferenziert sind, weniger Zellelemente umfassen und eine entsprechend geringere Längserstreckung innerhalb der Medulla aufweisen (Tabelle 1).

Bei einer vergleichenden Übersicht fällt weiterhin ein zunehmendes Zusammenrücken der akustischen Kerngebiete bei Eulen gegenüber Nicht-Eulen auf. Der bei Nicht-Eulen, vor allem bei Singvögeln noch teilweise extramedullär gelegene Nucleus angularis wird bei Eulen ganz in die Medulla einbezogen. Nucleus magnocellularis und Nucleus laminaris werden bei den Eulen mediad verlagert. In diesem Zusammenhang kommt es zu einer stärkeren Vorwölbung der Ventrikelwand. Sehr deutlich wird dieser Vorgang auch an der relativen Lage der oberen Olive. Vor allem bei Singvögeln, aber auch noch bei *Athene* und *Bubo* setzt dieser am weitesten rostral gelegene Kern erst in Höhe des Nucleus facialis ein und erstreckt sich noch über das rostrale Ende des Nucleus laminaris hinaus bis in die Höhe des motorischen Trigeminuskernes. Bei *Tyto* und *Asio* beginnt diese Kernsäule mehr caudal, bald nach dem caudalen Beginn des Nucleus laminaris und endet bereits wenig nach dem rostralen Ende desselben Kernes.

4. Zellverteilung innerhalb der akustischen Kerngebiete

Von der äußerlich feststellbaren Form eines akustischen Kerngebietes abgesehen, erscheint in der Verteilung der nervösen Elemente in diesem Kerngebiet eine weitere morphologisch faßbare Eigenschaft. Um diese darzustellen, wurden die aus den Zellzählungen gewonnenen Daten als Verteilungsdiagramm über der Länge der einzelnen Kerngebiete aufgetragen.

In Abb. 10 wurden als Vertreter der Tagvögel Star (St. v.) und Eichelhäher (Ga. g.) als typische Nachtvögel Schleiereule (Ty. a.) und Waldohreule (As. o.) gewählt.

Wird der Ort der maximalen Zellzahl/Querschnitt eines bestimmten Kerngebietes als Bezugspunkt genommen und die Lage dieser verschiedenen Punkte in der Medulla verglichen, so ergibt sich von hinten nach vorn folgende Reihenfolge: Nucleus magnocellularis, Nucleus laminaris, Nucleus angularis. Das Plateau der oberen Olive fällt mit dem rostralen Abschnitt des Nucleus laminaris zusammen. Hier bleiben die Zellzahlen/Querschnitt über einen größeren Bereich konstant.

Abb. 10 macht deutlich, daß die Nachtvögel unter anderem auch durch eine besondere Längenerstreckung ihrer akustischen Kerngebiete ausgezeichnet sind.

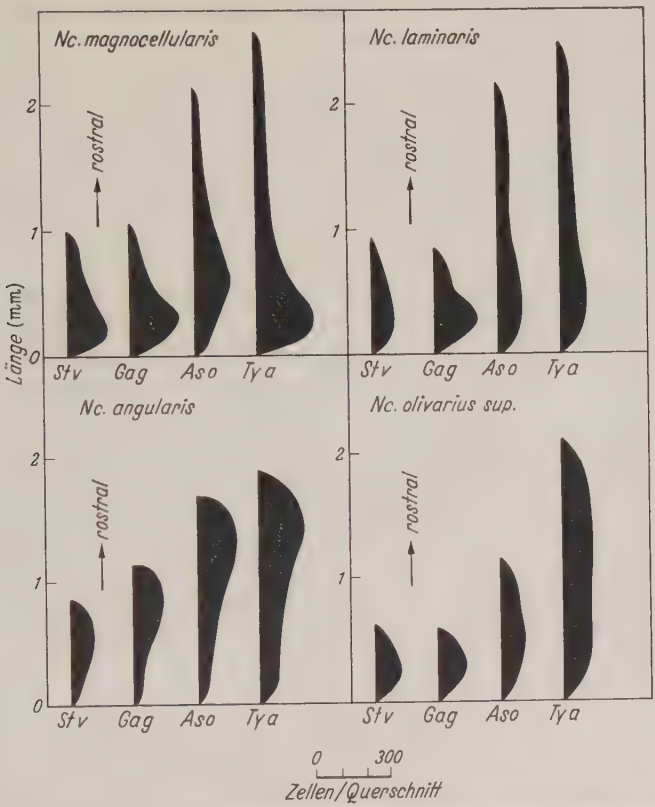

Abb. 10. Zellverteilung (Zellen/Querschnitt) innerhalb akustischer Kerngebiete verschiedener Vögel. Caudaler Beginn der Kerngebiete auf gleiche Höhe gebracht. Abkürzungen wie in Tabelle 1

II. Quantitativer Teil: Einfluß der Körpergröße und Funktion auf die Elemente der Hörbahn

Betrachtet man die Hörbahn als Information verarbeitendes System, für dessen Leistungsfähigkeit in allgemeinster Weise die Anzahl der beteiligten Elemente maßgeblich wäre, so stellt sich zunächst die Frage, in wie weit die zu untersuchende Größe (Zellzahl) von der Größe des Körpers (Gewicht) abhängt, einer Variablen, die offenbar nicht direkt mit der Gehörsleistung korreliert ist.

Ein Einfluß der Körpergröße auf den Umfang der akustischen Zentren ist von vornherein zu erwarten, da sich die Größe von Sinnesorganen wie auch die Masse des Gehirns in Abhängigkeit vom Körpergewicht ändern

(LAPIQUE 1907, DUBOIS 1898, PORTMANN 1951, SCHWARTZKOPFF 1957, MÜLLER 1957, LÜTGEMEIER 1962, WERNER 1962). Wenn dieser Einfluß quantitativ bekannt ist, lassen sich Abweichungen von einer allgemeinen Beziehung zwischen Körper- und Organgröße erfassen und möglicherweise physiologisch deuten.

Die Änderung der Größe von Organen unter dem Einfluß der Körpergröße folgt — wie zuerst SNELL (1892), später DUBOIS (1898) und LAPIQUE (1907) am Gehirn gezeigt haben — der Allometriegleichung: $y = b \cdot x^a$, wobei in unserem Fall y die Zellzahl, b eine Proportionalitätskonstante, x das Körpergewicht und a einen Relationsexponenten bedeuten. Bei logarithmischer Darstellung der Ergebnisse wird a zum Relationskoeffizienten, dessen Wert gleich dem Tangens des Richtungswinkels einer Geraden ist. Nach DUBOIS bzw. LAPIQUE beträgt der Relationskoeffizient für Säuger bzw. Vögel 0,56.

Vorausgesetzt, daß die Allometrieformel eine sinnvolle Beschreibung von Größenverhältnissen liefert — RÖHRS (1959) gibt hierzu einen kritischen Überblick —, kann man nach Ermittlung der Konstanten b und a aus einer gegebenen Meßreihe auf die weitere Berücksichtigung der Einflüsse des Körpergewichts verzichten. So ist es möglich, unter Zugrundelegung der gewonnenen Konstanten ein idealisiertes „Normaltier" zu berechnen, dem wir in unserem Falle das Körpergewicht 100 g zuschreiben. Die Allometrieformel gestattet es, jeden individuellen Meßwert zu „reduzieren", d. h. ihn auf einen Vogel mit dem Körpergewicht 100 g zu beziehen. Systematische Abweichungen der „reduzierten" individuellen Meßwerte von denen des Normalvogels, lassen auf Einflüsse schließen, die unabhängig von der Körpergröße sind, z. B. funktionelle Adaptation.

1. Die akustischen Kerngebiete der Medulla

Die Anzahl der in den untersuchten akustischen Kerngebieten enthaltenen Zellen sind in Tabelle 1 aufgeführt. Hinsichtlich der Vergleichbarkeit des Materials ist zu bemerken, daß bei sehr kleinen Vögeln die Abgrenzung der oberen Olive von dem umgebenden Reticulum Schwierigkeiten bereitet und ein zusätzlicher Fehler in Höhe von 5% in Rechnung gestellt werden muß.

Ferner stand für *Athene noctua* und *Steatornis caripensis* nur mangelhaft fixiertes Material zur Verfügung, das die Auswertung der Nucleoli erschwerte. Auch in diesen Fällen muß mit einem zusätzlichen Fehler der gleichen Größenordnung gerechnet werden.

a) Gesamtzellzahl. Für eine quantitative Beurteilung des medullären Akustikussystems ziehen wir die Gesamtzellzahl (Tabelle 1) der dort gefundenen Neurone (eine Gehirnhälfte) heran. Sie wurde in Abb. 11 graphisch aufgetragen.

Die Meßwerte lassen ein gestrecktes Verteilungsfeld erkennen, aus dem sich die Werte für *Tyto alba*, *Asio otus* und *Strix aluco* herausheben.

Artname	Kennzeichen	Anzahl untersuchter Tiere	Körpergewicht g	Gesamtzellzahl	„reduzierte" Gesamtzellzahl	Nucleus magnocell. Z	Nucleus magnocell. L mm	Nucleus angularis Z	Nucleus angularis L mm	Nucleus laminaris Z	Nucleus laminaris L mm	Nucleus ol. sup. Z	Nucleus ol. sup. L mm	Hörnerv Z	Cochlea L mm
Phylloscopus collybita	Ph c	1	8,5			2280	0,72	1170	0,47	1130	0,63				
Parus atricapillus	Pa at	1	8,5	7740	13390	2800	0,85	2520	0,72	1110	0,59	1310	,40		
Parus ater	Pa a	1	10	7590	13200	2470	0,70	2450	0,59	1200	0,54	1470	0,36		
Carduelis carduelis	Ca c	2	17			2280	0,90	1820	0,58	1130	0,55				
Erithacus rubecula	Er r	1	18	8160	10150	2690	0,94	2400	0,66	1340	0,72	1730	0,45		
Parus major	Pa m	2	18	9100	11750	3290	0,91	2910	0,60	1280	0,75	1620	0,38	6140	3,5
Fringilla coelebs	Fr c	2	22	8410	11300	3210	0,90	2030	0,64	1240	0,70	1930	0,47		3,5
Motacilla alba	Mo a	2	23	7370	9190	2450	0,82	1810	0,51	1360	0,72	1550	0,30		
Pyrrula pyrrula	Py p	1	26	7810	9550	2700	0,93	1770	0,58	1300	0,83	2040	0,46		
Chloris chloris	Ch c	3	28	7070	8560	2540	0,92	1970	0,74	1060	0,80	1500	0,45		
Passer domesticus	Pa d	3	30	8170	9260	2990	0,96	2500	0,90	1310	0,78	1370	0,44		
Sturnus vulgaris	St v	4	80	10030	10080	4010	1,08	2450	0,95	1600	0,87	1970	0,58	7420	4,6
Turdus merula	Tu m	2	100	10060	10090	3900	1,10	2950	0,94	1630	0,78	1580	0,60		4,9
Garrulus glandarius	Ga g	3	120	10390	9600	3490	1,12	2930	1,04	1820	0,84	2150	0,54		5,1
Pica pica	Pi p	2	210	11680	10050	4460	1,14	2870	0,95	2500	0,86	1850	0,52		5,3
Corvus corone	Co c	1	533	13560	10100	5160	0,90	4320	0,86	2540	0,88	2030	0,50		6,2
Anas platyrhynchos	An p	1	1000	14070	9700	4650	1,48	3070	1,02	2250	1,20	4100	0,90		
Anser anser	An a	1	3150	16520	9550	5650	1,82	3950	1,10	2700	1,12	4220	1,08		
Branta canadensis	Br c	1	4000	16360	10570	5700	1,50	4300	1,20	2700	1,24	3660	1,10	11720	6,3
Cygnus cygnus	Cy c	1	8410	18140	9320	7070	2,12	3950	1,23	4010	1,60	3380	1,04		
Columba livia	Co l	1	330	9010	7500	3110	1,34	2760	0,90	1730	0,96	1410	0,86	11550	5,7
Micropus apus	Mi a	1	36	6360	7380	2500	0,85	1410	0,57	1260	0,68	1190	0,51	6710	
Steatornis caripensis	St c	1	450	13720	9910	4540	1,06	4060	1,48	2030	1,08	3090	0,72	9980	7,5
Falco tinnunculus	Fa t	1	250	11570	9940	4600	1,26	2420	1,10	2060	1,12	2490	0,66		5,6
Buteo buteo	Bt b	1	850	10930	7620	4060	1,40	2180	1,11	2050	1,32	2240	0,88		6,1
Meleagris gallopavo	Me g	1	4000	12760	7370	5290	1,80	2650	1,18	2230	1,26	2590	0,84		
Athene noctua	At n	1	183	11240	10130	3450	1,54	2750	1,10	2490	1,30	2550	0,90		6,8
Tyto alba	Ty a	3	278	47570	41300	15760	2,70	9960	1,76	10020	2,50	11830	2,10	16550	11,2
Asio otus	As o	3	293	33510	27820	12130	2,20	7120	1,64	9120	2,20	5140	1,14	15400	8,5
Strix aluco	St a	3	452	28680	22950	11070	2,10	5930	1,50	6920	2,10	4770	0,98		9,6
Bubo bubo	Bu b	1	2800	17950	11100	7890	2,50	4980	1,82	5070	2,16	4310	1,24		11,0
Normalvogel			**100**	**9640**		**3340**		**2430**		**2180**		**1990**		**7500**	**4,3**

Diese drei Daten bleiben zunächst unberücksichtigt. Die Lage der übrigen Punkte fassen wir als Streuung um eine (Allometrie-) Gerade auf. Nach dem Prinzip der kleinsten Fehlerquadrate wurde der Relationskoeffizient a für dieses Feld mit 0,149 ermittelt. Der Wert b für den Normalvogel (100 g) beträgt 9940 Zellen.

Auffallend ist die geringe Zunahme der Zellzahl mit dem Körpergewicht. Während dieses von *Parus atricapillus* (Pa. at.) zu *Cygnus cygnus* (Cy. c.) um den Faktor 1000 ansteigt, wächst die Gesamtzellzahl nur um das 2,5fache. Im einzelnen weichen bestimmte Arten von der

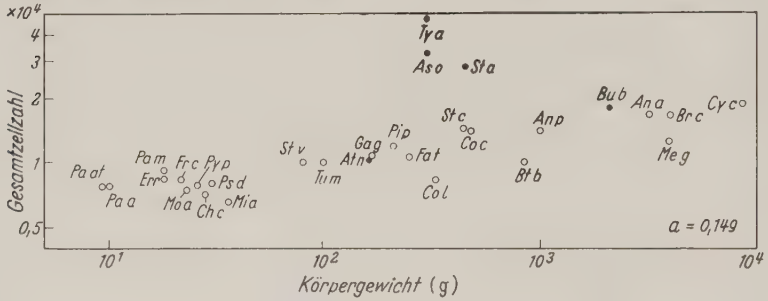

Abb. 11. Gesamtzellzahl der medullären akustischen Zentren (Nucleus magnocellularis, angularis, laminaris und olivarius superior) in Abhängigkeit vom Körpergewicht (s. auch Tabelle 1). Doppelt logarithmische Abtragung. a Relationskoeffizient; ausgefüllte Kreise = Striges. Abkürzungen wie in Tabelle 1

Allometrie-Geraden ab, ohne daß in jedem Falle eine Deutung möglich wäre.

Micropus apus und *Columba livia* erscheinen beide am unteren Rande des Verteilungsfeldes. Diese Tatsache hängt bei der erstgenannten Art möglicherweise mit den besonderen Anforderungen des Flugapparates zusammen. Für die niedrigen Zellzahlen von *Buteo buteo* ist eine entsprechende Erklärung schwieriger, weil sich der verwandte und in seiner Lebensweise ähnliche *Falco tinnunculus* normal verhält. Im Falle von *Meleagris gallopavo*, der sich ebenfalls durch eine relativ geringe Gesamtzellzahl auszeichnet, wurde ein domestizierter Vogel untersucht. Hier ist daran zu denken, daß durch Selektion das Körpergewicht erhöht, Gehirn und Sinnesorgane reduziert wurden (v. BERTALANFFY 1957, HUXLEY 1932).

Die Subjektivität der hier gegebenen Interpretationsversuche liegt auf der Hand. Im Grunde läßt sich nur feststellen, daß die Gesamtzellzahl für Tiere gleichen Körpergewichts um den Faktor 2 schwanken kann. Dies ergibt sich aus einem Vergleich der „reduzierten" Zellzahlen, deren Größe zwischen 7000 und 13000 variiert (Tabelle 1).

Bemerkenswert erscheint uns, daß selbst Arten, denen aus verschiedenen Gründen ein gutes Gehör zugeschrieben werden muß, sich konservativ verhalten und sich in das Verteilungsfeld einfügen. So unterscheiden sich die gesangsbegabten Drosseln und Stare nicht von den weniger ausgezeichneten (kleineren) Meisen und (größeren) Krähen-

vögeln. Für dämmerungsaktive Arten wie Steinkauz, Uhu und den südamerikanischen Fettschwalm *Steatornis caripensis* — letzterer ist durch die Fähigkeit der Echoorientierung bekanntgeworden (Griffin 1953, 1958) — gilt das gleiche.

Nur die am Anfang genannten 3 Eulenarten weichen grundlegend von dieser Regel ab. Die Schleiereule, die nur $^1/_{20}$ des Körpergewichts vom Schwan besitzt, steht mit 47500 Zellen an der Spitze aller von uns untersuchten Arten (Schwan 18750, Uhu 17950 Zellen). Für die Zellzahlen von Schleiereule, Waldohreule und Waldkauz ist eine Beziehung zum Körpergewicht nicht nachweisbar. Die Gesamtzellzahl der Schleiereule übertrifft diejenige der etwa gleichschweren Waldohreule um rund $^1/_3$ und die des 1,5mal so schweren Waldkauzes um das 2,5fache. Während unser Normalvogel 9940 Zellen besitzt, errechnet sich die reduzierte Zellzahl der Schleiereule mit 41300 Zellen.

Obgleich alle drei der ausgezeichneten Arten Eulen sind, handelt es sich doch bei der sprunghaften Steigerung der medullären akustischen Neurone im Falle der 3 nächtlichen Arten nicht um eine Familieneigenschaft, wie aus dem „Normalverhalten" von *Bubo* und *Athene* hervorgeht. Vielmehr glauben wir, hier einen deutlichen Fall funktioneller Adaptation gefunden zu haben. Schleiereule, Waldohreule und Waldkauz ist, im Gegensatz zu allen anderen hier untersuchten Vertretern der Striges, gemeinsam die Ausbildung einer bilateralen Asymmetrie des Außenohres, welche auf eine besondere, selektionsbedingte Veränderung des Gehörapparates schließen läßt. Von *Tyto alba* und *Asio otus* ist bekannt, daß sie auch in absoluter Dunkelheit eine laufende Maus nach dem Gehör schlagen können (Payne und Drury 1958, Payne 1962, Dice 1945). Von einem blinden Waldkauz berichtet Aellen (1954), daß er orientiert auf Schallquellen zufliegt.

b) Zellzahlen der einzelnen Kerngebiete. In Tabelle 1 sind auch die Zellzahlen der einzelnen hier untersuchten medullären Kerngebiete aufgeführt, am Schluß auch für den Normalvogel. Außerdem ist angegeben, über welche Länge in rostro-caudaler Richtung sich jedes Kerngebiet erstreckt.

Der Nucleus magnocellularis ist bei allen untersuchten Arten das zellreichste Kerngebiet mit der größten rostro-caudalen Längserstrekkung. Es folgt der Nucleus angularis mit etwa 70% des Zellgehaltes von jenem. Bei dem Normalvogel ist der Wert der oberen Olive um 10% kleiner als derjenige für den Nucleus laminaris, wie es den Verhältnissen bei der Mehrzahl der Vögel entspricht. In einer Anzahl von Arten jedoch wechseln Nucleus laminaris und Nucleus olivarius superior die Reihenfolge. Bei kleinen Vögeln und bei Anatiden ist z. B. die obere Olive zellreicher als der besonders kleine Nucleus laminaris. Andererseits sind bei den Anatiden die Zellzahlen des Nucleus magnocellularis und Nucleus

angularis gegenüber denen von Singvögeln relativ geringer. Die Schleiereule weist eine auffallende Vergrößerung der oberen Olive auf, deren „reduzierter" Zahlenwert den des Normalvogels um das dreifache übertrifft. Im übrigen ist bei allen Eulen der Nucleus laminaris relativ zellreicher als bei anderen Vögeln. Dies gilt auch — in geringerem Maße — für Steinkauz und Uhu. In diesem Zusammenhang ist daran zu erinnern, daß der Nucleus laminaris nach seinen Faserverbindungen als das Zentrum der Verrechnung binauraler Unterschiede zu betrachten ist. Möglicherweise hängt seine geringe Entwicklung bei Anatiden und kleinen Vögeln mit einer entsprechenden Leistung der akustischen Lokalisation zusammen, während die besondere Größe dieses Kernes bei Eulen mit dem guten Lokalisationsvermögen korreliert ist.

c) Relationsexponenten. Die Änderung der Größe eines Kerngebietes in Abhängigkeit von der Körpergröße wird durch den Relationsexponenten *a* charakterisiert.

Da die Sonderstellung der drei nächtlichen Eulenarten aus dem Vorhergegangenen ersichtlich ist, scheint es berechtigt, die zugehörigen Werte nicht mit zur Berechnung der Relationsexponenten heranzuziehen. Die Werte der Relationsexponenten für die Gesamtzellzahl wurden, wie auch für die einzelnen Kerngebiete, errechnet und in Tabelle 2 aufgeführt.

Tabelle 2. *Relationsexponenten a medullärer akustischer Kerngebiete von Vögeln und Exponenten der Cochlealänge von Vögeln und Säugern*

Gesamtzellzahl	0,149
Zellzahl	
Nucleus mangocellularis .	0,137
Nucleus angularis	0,158
Nucleus laminaris	0,159
Nucleus olivarius superior .	0,144
Ganglion cochleare	0,146
Cochlealänge (Vögel)	0,246
Cochlealänge (Säuger) . . .	0,198

Der oben schon erwähnte Relationsexponent der Gesamtzellzahl (0,149) ist fast gleich dem des Ganglion cochleare. Er steht zwischen denen von Nucleus magnocellularis und Nucleus olivarius superior einerseits und denen von Nucleus angularis und Nucleus laminaris andererseits. Die Unterschiede der Exponenten zwischen den einzelnen Kerngebieten lassen sich nicht sichern. Trotzdem kann darauf hingewiesen werden, daß die beiden Kerngebiete mit den höchsten Exponenten als phyletisch jünger zu betrachten sind.

Aus Untersuchungen von PORTMANN (1951) am Gehirn von Vögeln und LÜTGEMEIER (1962) an optischen und akustischen zentralnervösen Endstätten von Fledermäusen geht ebenfalls hervor, daß phyletisch junge Gehirnteile höhere Relationsexponenten zeigen.

2. Die Cochlea

Für die Leistungsfähigkeit eines sensorischen Systems bei der Verarbeitung von Information sind nicht nur die oben abgehandelten zen-

tralen Rechenstellen, sondern auch das Information aufnehmende Organ maßgeblich. Die Zahl der Elemente des Hörnerven, die Erregung unabhängig übermitteln, gibt ein quantitatives Maß für die Möglichkeit des Innenohres, Sinnesinformation zum Gehirn zu leiten. Es wäre sinnvoll, die Zahl der Haarzellen auf die Kapazität des Hörnerven zu beziehen. Diese steht uns aber nicht zur Verfügung. Stattdessen scheint es zulässig, als Vergleichsmaß die Länge der Cochlea heranzuziehen, die in guter Annäherung als proportional der Länge der Basilarmembran anzusehen ist. Weiter hat die Untersuchung von Schwartzkopff u. Winter (1960) gezeigt, daß die Breite der Basilarmembran weniger mit der Körpergröße zunimmt als die Länge. So bedeutet die Einsetzung der Cochlealänge keinen wesentlichen Fehler. Hierfür stehen aus älteren Untersuchungen von Schwartzkopff (1957) und Schwartzkopff u. Winter (1960), ergänzt durch neue Messungen, ausreichend Daten zur Verfügung (Tabelle 1).

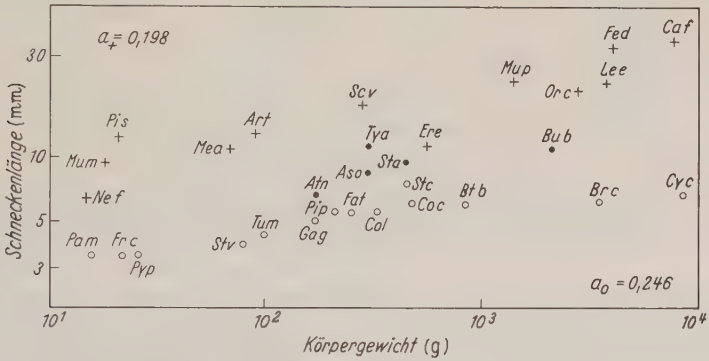

Abb. 12. Schneckenlänge in Abhängigkeit vom Körpergewicht. Doppelt logarithmische Abtragung. Kreis = Vögel; ausgefüllte Kreise = Striges; Kreuze = Säugetiere (nach Müller 1957). Abkürzungen sonst wie in Tabelle 1

Ar. t.	*Arvicola terrestris*	*Mu. m.*	*Mus musculus*
Fe. d.	*Felis domestica*	*Mu. p.*	*Mustela putorius*
Le. e.	*Lepus europaeus*	*Or. c.*	*Oryctolagus cuniculus*
Ne. f.	*Neomys fodiens*	*Pi. s.*	*Pitimys subterraneus*
Me. a.	*Mesocrietus auratus*	*Sc. v.*	*Sciurus vulgaris*

a) Cochlealänge. In Abb. 12 ist die Schneckenlänge in Abhängigkeit vom Körpergewicht aufgetragen worden (s. auch Tabelle 1), wobei auf Dimensionsgleichheit verzichtet wurde. Außer rein nächtlich lebenden Eulenarten heben sich in dieser Darstellung auch *Athene noctua* und *Bubo bubo* vom Gros der Vögel ab. *Steatornis caripensis* nimmt etwa den gleichen Rang ein wie *Athene noctua*. Bemerkenswert erscheint, daß die hier untersuchten Vogelarten eine sehr ähnliche Abhängigkeit der Schneckenlänge vom Körpergewicht zeigen, wie die von Müller (1957) untersuchten Säuger, deren Werte zusätzlich in Abb. 12 eingetragen wurden.

Der Unterschied der Relationsexponenten der Cochlealängen von Vögeln und Säugern (Tabelle 2) — berechnet ohne Berücksichtigung der Dimension — ist bei der vorhandenen Streuung nicht relevant. Während der Einfluß der Körpergröße auf die Länge des Innenohres von Vögeln und Säugern vergleichbar ist, bleiben die absoluten Werte für die Vögel im Mittel um das Dreifache hinter denjenigen der Säuger zurück. Nur die Schleiereule erreicht den unteren Rand des Verteilungsfeldes jener (Abb. 12). Ihre Schnecke ist „reduziert" doppelt so lang wie die des Normalvogels.

Auch eine Säugergruppe, die Fledermäuse, bei denen eine Sonderstellung des Gehörs offenbar ist, sind im Hinblick auf die Größe der Cochlea untersucht worden (HENSON 1962). Allerdings hat dieser Autor das Cochlea*volumen* gemessen. Die mitgeteilten Werte lassen aber unzweideutig erkennen, daß innerhalb der unter-

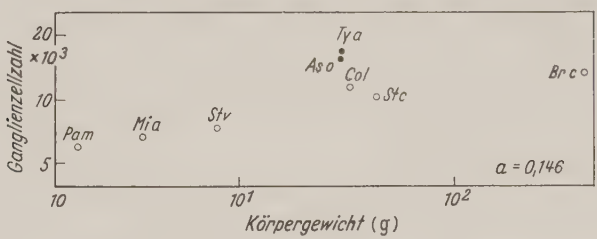

Abb. 13. Ganglienzellzahl (Zahl der Hörnervenelemente) in Abhängigkeit vom Körpergewicht. Doppelt logarithmische Abtragung. Ausgefüllte Kreise = Striges. Abkürzungen wie in Tabelle 1

suchten Fledermäuse die Größe des Sinnesorgans im wesentlichen von ihrer funktionellen Aufgabe geprägt ist. Es lassen sich daher keine einfach übersehbaren allometrischen Beziehungen aufweisen. *Rhinolophus ferrum-equinum* besitzt mit Abstand das größte Cochleavolumen. Hinsichtlich des Sinnesorgans nimmt diese Art also eine ähnliche Stellung bei den Säugern wie *Tyto alba* bei den Vögeln ein.

b) Elemente des Hörnerven. Eine Unterscheidung von Ganglion cochleare und Ganglion lagenare, wie sie CAJAL (1908) an embryonalem Material vornehmen konnte, ist nach unseren Methoden an adulten Tieren nicht mit der für quantitative Untersuchungen notwendigen Genauigkeit möglich. Abb. 16 läßt zwar verschieden große Ganglienzellen erkennen, von denen CAJAL die größeren dem Ganglion lagenare zuordnet. Zwischen beiden Zelltypen finden sich aber fließende Übergänge, so daß eine quantitative Trennung zwischen beiden nicht möglich ist. Bei der Schleiereule verhalten sich die Sinnesepithelien von Papilla basilaris und Papilla lagenae wie 10:1. Entsprechend dürften sich die Anteile im Hörnerven aufgliedern. Wir sprechen im folgenden einheitlich von Elementen des Hörnerven (Werte s. Tabelle 1).

Bei graphischer Darstellung der Abhängigkeit der Zellzahlen des Hörnerven vom Körpergewicht (Abb. 13) ergibt sich ein nahzu identi-

sches Bild wie für die medullären Neurone (Abb. 11). Die scheinbar einheitlichere Verteilung dürfte hier von der geringeren Zahl untersuchter Arten bedingt sein. Der Relationsexponent beträgt etwa 0,15 (Tabelle 2). Der Abstand der beiden hier untersuchten Eulen vom Normalfeld ist allerdings auffallend geringer als in Abb. 11 (Gesamtzellzahl). Diese Tatsache unterstreicht noch einmal die besondere Ausbildung der *zentralen* akustischen Endstätten bei den Eulen.

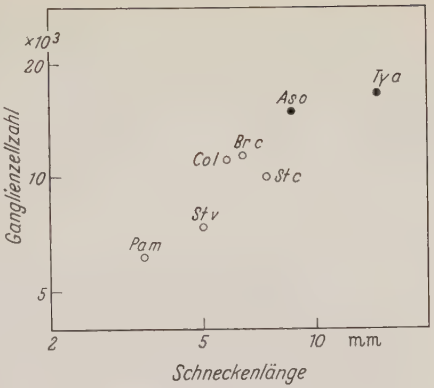

Abb. 14. Ganglienzellzahl (Zahl der Hörnervenelemente) in Abhängigkeit von der Schneckenlänge. Doppelt logarithmische Abtragung. Ausgefüllte Kreise = Striges. Abkürzungen wie in Tabelle 1

Die Bestimmung der Neuronenzahl des Hörnerven gestattet auch die Überprüfung der eingangs gemachten Annahme, daß die Schneckenlänge als ein Ausdruck für die Kapazität des Sinnesorgans zur Aufnahme von Nachrichten zu betrachten sei. Zwischen der Schneckenlänge und der Anzahl der Hörnervenzellen besteht eine direkte Proportionalität, wie Abb. 14 mit befriedigender Sicherheit erkennen läßt. Die Eulen nehmen zwar eine Sonderstellung ein, indem sie die höchste Anzahl von Hörnervenelementen besitzen und die längsten Schnecken besitzen, das Verhältnis von Schneckenlänge zur Zahl der Neurone des Hörnerven scheint jedoch das gleiche zu sein wie bei den übrigen Vögeln.

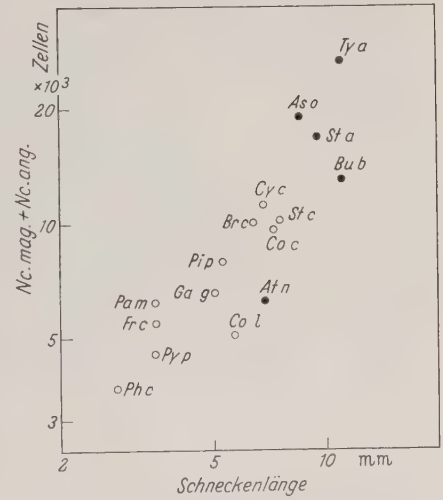

Abb. 15. Zahl der sekundären akustischen Neurone (Nucleus magnocellularis und angularis), in Abhängigkeit von der Schneckenlänge. Doppelt logarithmische Abtragung. Ausgefüllte Kreise = Striges. Abkürzungen wie in Tabelle 1

3. Die Beziehungen zwischen der Cochlea und den sekundären medullären Kerngebieten

Als letztes stellen wir die Frage, ob zwischen dem Ausbildungsgrad des Sinnesorgans in der Peripherie und den zentralen Stationen,

die die aufgenommene Information verarbeiten, eine Beziehung erkennbar ist.

In den vorangehenden Abschnitten wurde gefunden, daß die besonders zur Nachtzeit jagenden Eulenarten nahezu 4mal mehr zentrale akustische Neurone besitzen als Nicht-Eulen entsprechenden Körpergewichts. Die Schneckenlänge dieser Eulen beträgt ungefähr das Doppelte. Zwischen der Schneckenlänge und der Zahl der Hörnervenelemente besteht bei allen untersuchten Vögeln einfache Proportionalität. Diese

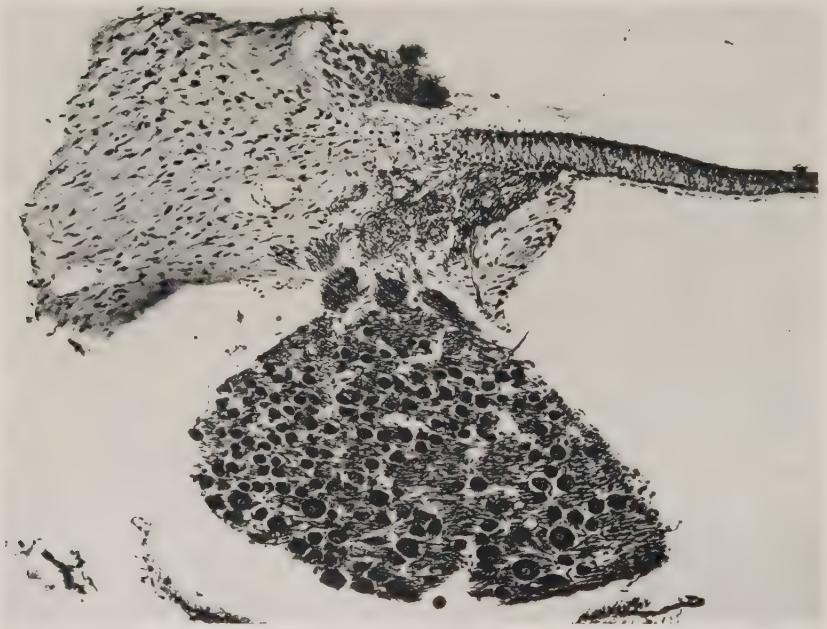

Abb. 16. *Columba livia*, Querschnitt durch einen Teil des Innenohres in Höhe des apikalen Drittels; unten Ggl. cochleare und Ggl. lagenare. Färbung nach BODIAN, 50fache Vergrößerung

bleibt auch annähernd erhalten, wenn wir die Länge der Schnecke zur Zahl der sekundären akustischen Neurone in Beziehung setzen. Abb. 15 zeigt, daß von *Phylloscopus collybita* (Ph. c.) bis *Bubo bubo* (Bu. b.) ein mit 45° ansteigendes Verteilungsfeld ausgebildet ist. Allerdings beginnt die Sonderstellung der nächtlichen Eulenarten, besonders aber von *Tyto alba*, sichtbar zu werden. In einer entsprechenden Darstellung unter Berücksichtigung des Nucleus laminaris und Nucleus olivarius superior würde diese Sonderstellung wesentlich stärker ausgeprägt sein, wie sich aus dem oben Gesagten (S. 383) und der Tabelle 1 ergibt.

Während bei den Nicht-Eulen vom Endorgan (Schneckenlänge) über die Hörnervenelemente, die sekundären Neurone bis zu den tertiären und quartären Stationen der Medulla einfache Proportionalität zu be-

stehen scheint, gilt diese Relation für die ausgezeichneten Eulenarten nach Eintritt der primären Fasern in das Gehirn nicht mehr. Das Auseinanderklaffen der Höhe der *zentralen* Nervenzellzahl und der Größe des Sinnesorgans (bzw. der Zahl der Hörnervenfasern) von nächtlichen Eulen im Gegensatz zum Gros der Vögel muß als ein Zeichen der Verstärkung von zentralen Verarbeitungsmechanismen der akustischen Information betrachtet werden.

Die derzeitigen Kenntnisse von den medullären Endstellen des Hörnerven, insbesondere das Problem der sekundären Stationen des Ganglion cochleare, gestatten es nicht, die von Stufe zu Stufe der Hörbahn ermittelten Zahlen der nervösen Elemente direkt miteinander in Beziehung zu setzen. Nach den Verhältnissen bei Säugern könnte erwartet werden (Chow 1951), daß im Nucleus magnocellularis und Nucleus angularis der Vögel etwa doppelt so viel oder mehr Elemente gefunden werden würden wie im Hörnerven. Dies trifft jedoch nicht zu. Wir können aber nicht entscheiden, ob hierfür allein die Beteiligung lagenarer Fasern am Hörnerven der Vögel verantwortlich ist (die nicht in die sekundären akustischen Kerngebiete einstrahlen) oder ob außerdem ein größerer Anteil der Hörnervenelemente anderweitig endet, z. B. in der Formatio reticularis, der oberen Olive oder im Cerebellum.

D. Diskussion

Die in der vorliegenden Arbeit erhobenen qualitativ morphologischen und quantitativen Befunde gehen über eine Feststellung von Daten mehrfach hinaus und werfen eine Reihe von ungelösten Problemen auf.

In morphologischer Hinsicht ist es möglich. die reichere Formentwicklung der akustischen Zentren bei manchen Vögeln, vor allem aber die des Nucleus laminaris, in Beziehung zur Lebensweise zu setzen. Dies gilt allerdings nur für solche Eulenarten, bei denen *extreme* Umwelteinflüsse einen besonders starken Selektionsdruck ausgeübt haben, der auch in der Asymmetrie des Außenohres in Erscheinung tritt. Im Zusammenhang mit der akustischen Orientierung wird die Fläche des Nucleus laminaris so vergrößert, daß er nur noch s-förmig gefaltet in der Medulla Platz findet. Diese Einfaltung tritt von Strix aluco über Asio otus bis Tyto alba immer deutlicher in Erscheinung. Athene noctua und Bubo bubo (sowie auch Steatornis caripensis) heben sich dagegen nicht vom Gros der Vögel ab.

Es ist interessant, daß Oehme (1961) innerhalb der Eulen eine gleiche Reihe auf Grund der Anpassungen des Auges an das Dämmerungssehen feststellen konnte. Das Verhältnis der Zahl der retinalen Ganglienzellen zur Menge der Rezeptoren ist hier für *Tyto alba* am geringsten. Dies ist ein Zeichen für das Konvergieren vieler Rezeptoren auf nur eine ableitende Faser, wodurch die Auswertung schwacher Licht-Intensitäten auf Kosten der Bildauflösung begünstigt wird.

Die Untersuchung der quantitativen Ausbildung von Sinnesorgan und Nervenzentrum in Abhängigkeit von der Körpergröße bestätigt, daß die Kenntnis der Allometriebeziehung eine Voraussetzung für den Vergleich zwischen verschieden großen Tieren und solcher verschiedener

Leistung ist. Diese Kenntnis ermöglicht es erst, die Sonderstellung der Eulen im Vergleich zu Nicht-Eulen zu beurteilen.

Während für die verschiedenen Familien der Nicht-Eulen eine gemeinsame allometrische Beziehung zwischen den einzelnen Stationen der Hörbahn und dem Körpergewicht besteht, gilt Entsprechendes nicht innerhalb der einen Familie der Eulen. Hier haben sich die Einflüsse der Lebensweise so verschieden ausgewirkt, daß eine Allometriegesetzlichkeit nicht mehr herstellbar ist. Es scheint, daß die großen artlichen Unterschiede hier die Abhängigkeit des Beuteerwerbs vom Gehör widerspiegeln (Näheres zur Lebensweise s. HEINROTH 1927). Um einen Anhaltspunkt dafür zu gewinnen, wie sich das Volumen verändert, wurde nach dem mittleren Zelldurchmesser (Tabelle 3) ein Zellvolumen (Kugel) berechnet und der Relationsexponent zum Körpergewicht ermittelt (0,3). Dieser Wert ist zu demjenigen der Zellzahl hinzuzuaddieren. Berücksichtigt man weiterhin, daß die Faserlänge der die Kerne verbindenden Axone mit der Körpergröße relativ ansteigt, so löst sich auch die Diskrepanz zwischen Änderung der Hirngröße (nach LAPIQUE 1907, 0,56) und der Zellzahl auf.

Tabelle 3. *Mittlerer Durchmesser sekundärer akustischer Neurone* (in μ)
Abkürzungen wie in Abb. 1

	Zelldurchmesser (μ) Nucleus	
	mag. p. m.	lam. p. m.
Passer domesticus .	16	12
Sturnus vulgaris . .	17	14
Pica pica	18	16
Anas platyrhynchos	20	18
Tyto alba	30	19
Strix aluco	28	20

Die beiden in bezug auf die Zellgröße untersuchten Eulenarten zeichnen sich auch hinsichtlich der Zellgröße von den übrigen Arten aus. Nicht nur die Zahl der Zellen ist unproportional erhöht, auch das Zellvolumen ist höher als das vergleichbarer anderer Arten.

Volumenmessungen an dem sensiblen Trigeminuskern von Vögeln durch STIGELIN (1961) weisen auf ähnliche, funktionell bedingte Größenänderungen nervöser Strukturen für spezialisierte Arten hin.

Mit einigen Vorbehalten lassen sich auch die von LÜTGEMEIER (1962) an verschiedenen Chiropteren ermittelten Volumina akustischer Kerngebiete in der Medulla in unsere Überlegungen mit einbeziehen. Das Volumen dieser Kerne nimmt mit einem Exponenten von 0,4 gegenüber dem Körpergewicht zu, also ähnlich dem Wert von 0,45, der sich aus Addition von Exponenten der Zellzahl und Zellvolumen von Vögeln ergibt. Die Vorbehalte beruhen darauf, daß — wie wir mehrfach betont haben — bei Arten, die unter einem sehr starken Selektionsdruck stehen, der Aussagewert von Relationsexponenten zweifelhaft wird. Immerhin sind in der Aufstellung von LÜTGEMEIER keine Rhinolophiden enthalten, deren Sonderstellung durch Untersuchungen von HENSON (1962) am Gehörorgan hervorgeht.

Ein unmittelbarer Vergleich von Werten, die an der Hörbahn von Vögeln gewonnen wurden, mit entsprechenden von Säugetieren, ist

problematisch, da hier nur wenige und unvollständige Daten zur Verfügung stehen (Tabelle 4). Beim Menschen sind als Hörnervenelemente die Zellen des Ganglion spirale ermittelt worden, während im Falle der anderen aufgeführten Säugetiere lediglich die Zahlen der markhaltigen Nervenfasern des Nervus cochlearis bestimmt wurden. In diesen Werten sind also auch die Fasern des efferenten Tractus olivocochlearis mit enthalten.

Tabelle 4. *Anzahl der Hörnervenelemente bei Säugern nach verschiedenen Autoren* B. = Boord 1958; R. = Rasmussen 1940; G. u. R. = Gacek und Rasmussen 1961.

Chinchilla	23500	B.
Meerschweinchen . .	24000	G. u. R.
Katze	51700	G. u. R.
Schweinsaffe . . .	31200	G. u. R.
Mensch	28000	R.

Eine Beziehung, wie sie für die Vögel zwischen Schneckenlänge und Zahl der Hörnervenelemente gefunden wurde, läßt sich für Säuger nicht aufweisen.

Für die Zellzahlen der zentralen akustischen Kerngebiete von Säugern sind bisher allein Werte von Chow (1951) bekannt geworden. Nur größenordnungsmäßig stimmt die Anzahl der sekundären akustischen Neurone vom Rhesus-Affen und von der Schleiereule überein (90000 gegenüber 25000 Zellen). Ganz unabhängig von den Einflüssen der Körpergröße können die Bedeutung der Zellzahl der Hörbahn oder die Größe des Sinnesorgans für die Aufnahme und Auswertung akustischer Information betrachtet werden. Die Eulen mit *Asio otus* an der Spitze sind durch eine besonders lange Basilarmembran ausgezeichnet. Es lassen sich auch noch weitere Konvergenzen des Gehörorgans der Eulen zu den Verhältnissen bei Säugern (Schwartzkopff u. Winter 1960) aufzeigen. Ob diese Besonderheiten für eine feinere Tonunterscheidung, eine bessere Auswertung der Intensität oder für andere Reizparameter nützlich sind, muß vorerst dahingestellt bleiben. Daß ein derartig vergrößertes Sinnesorgan jedoch mehr Information aufnehmen kann, ist ohne Zweifel.

Die gleiche Überlegung führt dazu, daß eine höhere Zahl von nervösen Elementen in den nachfolgenden Zentren in ganz allgemeiner Weise als Zeichen für vermehrte Verarbeitung von Information aufzufassen ist. Eine zusätzliche Leistungssteigerung liegt offenbar dann vor, wenn Elemente der nervösen Zentren in einem stärkeren Maß zunehmen, als es der Vergrößerung des Sinnesorgans (wie auch der Zahl der Hörnervenelemente) entspricht. Während, wie wir bei Nicht-Eulen gesehen haben, Schneckenlänge, Zahl der Hörnervenelemente und Zahl der zentralen Neurone sich normalerweise in Annäherung proportional ändern, steigt bei den nächtlichen Eulen die Anzahl der zentralen akustischen Elemente weitaus stärker an, als es nach der Vergrößerung des Sinnesorgans zu erwarten wäre. Dies muß als ein Zeichen inten-

siverer nervöser Verarbeitung der Information betrachtet werden. Es wird nicht nur mehr Information aufgenommen und verarbeitet, sondern es scheint, daß auch der „Ausnutzungsgrad" ein höherer ist. Dies wird besonders deutlich in der Vermehrung des Nucleus laminaris, in dem der binaurale Erregungsvergleich erfolgt; aber auch die Vergrößerung der sekundären akustischen Zentren läßt auf eine verbesserte Funktion schließen.

Zusammenfassung

Das Innenohr, der Hörnerv und die medullären akustischen Zentren von 31 Vogelarten aus 8 Ordnungen werden nach histologischen Präparaten vergleichend untersucht. Die räumlichen Verhältnisse der akustischen Kerngebiete in der Medulla oblongata werden am Beispiel von *Sturnus vulgaris* und *Tyto alba* ausführlich beschrieben. Der Singvogel kann als repräsentativ für das Gros der untersuchten Vogelarten gelten. Die Eule läßt ausgeprägte Vergrößerungen erkennen, die zu Veränderungen in Form und räumlicher Anordnung führen.

Im allgemeinen hängen die Länge des Innenohres, die Zahl der Elemente des Hörnerven und die Anzahl akustischer Neurone in ähnlicher Weise vom Körpergewicht ab, dessen Einfluß allerdings gering ist (Relationsexponenten 0,15—0,25).

Diejenigen Arten von Eulen, bei denen die Asymmetrie der Außenohren, die extrem nächtliche Lebensweise und Verhaltensuntersuchungen eine besondere Bedeutung des Gehörs erkennen lassen, zeichnen sich durch eine ungewöhnlich starke Vermehrung der zentralen Verarbeitungsstätten akustischer Information aus, die die erhöhte Größenentwicklung des Sinnesorgans von Eulen im Vergleich mit Nicht-Eulen noch übertrifft.

Literatur

AELLEN, E.: Über das Verhalten eines am grauen Star (Katarakta congenita) blindgeborenen Waldkauzes *(Strix aluco)*. Acta 11. Congr. Internat. Ornithol. Basel, 1954, S. 551—554.

ARIËNS KAPPERS, C.U., G.C. HUBER and E.C. CROSBY: The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates including man. Vol. I. Nachdruck: New York: Hafner Publishing Company 1960.

BARTELS, M.: Über die Gegend des Deiters und Bechtereswkernes bei Vögeln. Z. Anat. Entwickl.-Gesch. **77**, 727—784 (1925).

BERTALANFFY, L. v.: Wachstum. In Handbuch der Zoologie, Bd. 8/10, S. 44—49. Berlin: Walter de Gruyter u. Co. 1957.

BOK, S. T.: Die Entwicklung der Hirnnerven und ihrer zentralen Bahnen. Die stimulogene Fibrillation. Fol. neuro-biol. (Lpz.) **9**, 475—565 (1915).

BOORD, R. L., and G. L. RASMUSSEN: Analysis of the myelinated fibers of the acoustic nerve of the chinchilla. Anat. Rec. **130**, 394 (1958).

— — The central projection of cochlear nerve afferents in the pigeon. (Im Druck) (1962).

BRANDIS, F.: Untersuchungen über das Gehirn von Vögeln. 2. Teil: Ursprung der Nerven der Medulla oblongata. Arch. mikr. Anat. **43**, 96—116 (1894).

Breuer, J.: Über das Gehörorgan der Vögel. S.-B. Akad. Wiss. Wien, math.-med. Kl., Abt. III **116**, 249—292 (1907).
Cajal, S. R.: Les ganglions terminaux du nerf acoustique des oiseaux. Trab. Lab. rech. biol. Univ. Mad. **6**, 195—225 (1908).
Chow, K. L.: Numerical estimates of the auditory central nervous system of the Rhesus monkey. J. comp. Neurol. **95**, 195 (1951).
Dice, R. L.: Minimum intensities of illumination under which owls can find dead prey by sight. Amer. Naturalist **79**, 385—416 (1945).
Dubois, S.: Über die Abhängigkeit des Hirngewichtes von der Körpergröße bei den Säugetieren. Arch. Anthrop. **25**, 1—32 (1898).
Edinger, L., u. A. Wallenberg: Untersuchungen über das Gehirn der Taube. Anat. Anz. **15**, 245—271 (1899).
Erhart, E. A.: A simple, fast, controllable modification of Pal-Weigert's stain of myelin sheaths. Z. wiss. Mikr. **60**, 155—156 (1951).
Gacek, R. R., and G. L. Rasmussen: Fiber analysis of the statoacoustic nerve of guinea pig, cat and monkey. Anat. Rec. **139**, 455—463 (1961).
Griffin, D. R.: Acoustic orientation in the oil bird, *Steatornis*. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **39**, 884—893 (1953).
— Listening in the dark. New Haven: Yale University Press 1958.
Heinroth, O., u. M. Heinroth: Die Vögel Mitteleuropas. Berlin: Bernmühler Verlag 1927.
Held, H.: Die Cochlea der Säuger und der Vögel, ihre Entwicklung und ihr Bau. In Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie (Bethe-Bergmann), Bd. 11/1, S. 467—543. Berlin: Springer 1926.
Henson, O. W.: Some morphological and functional aspects of the middle ear in bats and insectivores. Univ. Kans. Sci. Bull. **42** (3), 151—255 (1961).
Hesse, R.: Das Herzgewicht der Wirbeltiere. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **38**, 243—364 (1921).
Holmes, G.: On the comparative anatomy of the nervus acusticus. Trans. Roy. Acad. **32**, 101—144 (1903).
Huxley, J.: Problems of relative growth. London: Methuen & Co. 1932.
Payne, R. S., and W. H. Drury jr.: Marksman of the darkness (Part 2). Natur. History **67**, 316—323 (1958).
Portmann, A.: Ontogenesetypus und Cerebralisation in der Evolution der Vögel und Säuger. Rev. Suisse Zool. **54**, 427—434 (1951).
Rassmussen, A. T.: Studies of the VIII cranial nerve of man. Laryngoscope (St. Louis) **50**, 67—83 (1940).
Retzius, G.: Das Gehörorgan der Wirbeltiere. Stockholm: Samson und Wallin 1884.
Röhrs, M.: Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung. Z. wiss. Zool. **162**, 1—95 (1959).
Romeis, B.: Mikroskopische Technik. München: Leibnitz 1948.
Sanders, E. B.: A consideration of certain midbrain and cerebellar centers and fiber tracts in birds. J. comp. Neurol. **49**, 155—222 (1930).
Satoh, N.: Der histologische Bau der Vogelschnecke und ihre Schädigung durch akustische Reize und durch Detonationen. Basel: Benno Schwabe u. Co. 1917.
Schepmann, A. M. H.: De octavo-laterale zintzuigen en hun verbindingen in de hersenen der Vertebraten. Diss. Amsterdam 1918.
Sinn, R.: Beitrag zur Kenntnis der Medulla oblongata der Vögel. Monatsschr. Psych. Neurol. **33**, 1—39 (1918).
Snell, O.: Die Abhängigkeit des Hirngewichtes von dem Körpergewicht und den geistigen Fähigkeiten. Arch. Psychiat. Nervenkr. **23**, 436—446 (1892).

Schwartzkopff, J.: Die Größenverhältnisse von Trommelfell, Columella-Fußplatte und Schnecke bei Vögeln verschiedenen Gewichts. Z. Morph. Ökol. Tiere **45**, 365—378 (1957).
— Der akustische Reiz und die Gehörserregung. Verh. Dtsch. Zool. Ges., Münster (Westf.) 1959, S. 183—215.
— Vergleichende Physiologie des Gehörs. Fortschr. Zool. **12**, 206—264 (1960a).
— Physiologie der höheren Sinne bei Säugern und Vögeln. J. Ornithol. **101**, 61—69 (1960b).
— Vergleichende Physiologie des Gehörs und der Lautäußerungen. Fortschr. Zool. **15**, 214—336 (1962a).
— Die akustische Lokalisation bei Tieren. Erg. Biol. **25** 135—176 (1962b).
—, u. P. Winter: Zur Anatomie der Vogelcochlea unter natürlichen Bedingungen. Biol. Zbl. **79**, 607—625 (1960).
Stieda, L.: Studie über das zentrale Nervensystem der Vögel und Säugetiere. Z. wiss. Zool. **19**, 1—94 (1869).
Stigelin, W.: Größenunterschiede des sensiblen Trigeminuskerns bei verschiedenen Vögeln. Rev. suisse Zool. **68**, 247—251 (1961).
Wallenberg, A.: Die secundäre Akustikusbahn der Taube. Anat. Anz. **14**, 353—369 (1898).
— Über die zentralen Endstätten des Nervus octavus der Taube. Anat. Anz. **17**, 102—108 (1900).
Werner, Cl. F.: Allometrische Größenunterschiede und die Wechselbeziehung der Organe (Untersuchungen am Kopf der Vögel). Acta anat. **50**, 135—157 (1962).
Westphal, K.: Über Akustikus, Mittel- und Zwischenhirn der Vögel. Diss. Berlin 1898.
Winkler, C.: The central course of the nervus octavus and its influence on motolity. Verh. Konigl. Akad. Wetensch. Amsterdam **14**, 1—102 (1907).
Winter, P., u. J. Schwartzkopff: Form und Zellzahl der akustischen Nervenzentren in der Medulla oblongata von Eulen (Striges). Experientia (Basel) **17**, 515 (1961).

Peter Winter,
Deutsche Forschungsanstalt für Psychiatrie, 8 München 23, Kraepelinstr. 2

Lebenslauf

Am 6. Februar 1935 wurde ich als Sohn des Staatsanwalts Klaus Winter und seiner Ehefrau Gertrud geb. Petersen in Hannover geboren.

Von 1941 bis 1945 besuchte ich die Volksschule in Ansbach/Mfr. Ostern 1946 wurde ich in das Johanneum zu Lüneburg eingeschult. Dort legte ich Ostern 1955 die Reifeprüfung des sprachlichen Zweiges dieser Oberschule ab.

Im gleichen Jahr immatrikulierte ich mich an der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Göttingen. 1957/58 studierte ich zwei Semester an der Universität Kiel. 1958 begann ich unter Anleitung von Herrn Prof. Dr. J. Schwartzkopff meine Examensarbeit am Zoologischen Institut der Universität München.

Meine Lehrer waren in Göttingen die Herren Professoren und Dozenten: Firbas, Harder, Henke, Metzner, Schwartzkopff, Ulrich; in Kiel: Ax, Bargmann, Hoffmann, Remane, Schlieper; in München: Autrum, v. Holst, Jacobs, Kandler, Lorenz, Mägdefrau, Schwartzkopff, Stegmüller.